

Б. П. Хватов, Ю. Н. Шаповалов

РАННЯЯ ЭМБРИОЛОГИЯ
АЛЬБОМ

1970



МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ СССР
КРЫМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ ИНСТИТУТ

Б. П. Хватов, Ю. Н. Шаповалов

РАННЯЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

АЛЬБОМ

(Учебно-методическое пособие)

СИМФЕРОПОЛЬ — 1970



4
18161

Хватов Борис Павлович,
доктор медицинских наук, профессор

Шаповалов Юрий Николаевич,
доктор медицинских наук, профессор

РАННЯЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

АЛЬБОМ

(Учебно-методическое пособие)



Редактор А. И. Брусиловский
Технический редактор М. М. Перельман

711905

13

Проверено
2007

Сдано в набор 11.XII. 1969г. Подписано к печати 23.X. 1970 г. БЯ 02808.
Бумага 70×108¹/₁₆. Объем: 6,75 физ. п. л., 9,45 усл. п. л.
Тираж 2000 экз. Заказ № 104. Цена 1 руб. 50 коп.

Типография издательства «Таврида» Крымского обкома КП Украины,
Симферополь, проспект Кирова, 32/1.

ОТ АВТОРОВ

Ранний эмбриогенез человека до настоящего времени остается наименее изученным. Данные об оплодотворении, дроблении, имплантации и образовании зародышевых листков обосновываются на единичных наблюдениях и описании уникальных зародышей. В связи с этим особое значение приобретает сравнительный анализ материалов о раннем развитии некоторых лабораторных животных, крупных домашних млекопитающих и обезьян.

Альбом в основном освещает вопросы ранней эмбриологии. В связи с этим отобраны наиболее известные и наглядные схемы, рисунки, микрофотографии из различных специальных исследований по эмбриологии, опубликованных в мировой литературе. На фоне этих данных приводятся материалы, полученные в нашей лаборатории. В первую очередь это касается иллюстраций, демонстрирующих

оплодотворение и дробление у млекопитающих животных и человека.

Первая часть альбома посвящена некоторым общим вопросам: структуре половых органов, созреванию половых клеток, оплодотворению и дроблению. Во второй части в сравнительном аспекте приведены конкретные материалы об оплодотворении и трубных стадиях развития некоторых млекопитающих животных, так как в литературе сведения об этих стадиях развития у человека недостаточны. Третья часть содержит данные об оплодотворении и ранних стадиях развития человека. Мы приводим некоторые сведения по органогенезу человека в течение первых месяцев развития.

В заключение приводятся основные источники, использованные при составлении альбома.

ЧАСТЬ I

СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ. ОВУЛЯЦИЯ.
ДИНАМИКА ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК.
ОБЩИЕ ДАННЫЕ ОБ ОПЛОДОТВОРЕНИИ

СТРОЕНИЕ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ

Детально материалы о строении половой системы излагаются в курсе анатомии. Здесь же приводятся лишь схемы строения мужской и женской половой систе-

мы, важные для понимания процессов созревания половых клеток (гамет), оплодотворения и развития зародышей.

Строение мужской половой системы

Различают наружные и внутренние половые органы. Вскрытие и соответствующая анатомическая препаровка позволяют выявить строение всего полового аппарата. В нем различают семенники, отводящие семя пути с придаточными железами, мочеполовой канал и совокупительный орган.

Семенники, или яички. Развитие мужских половых клеток — спермиев, или сперматозоидов, — происходит в семенниках. Одновременно семенники являются железами, которые выделяют в кровь вещества (мужской половой гормон), влияющие на развитие половых признаков и половое влечение.

Семенники расположены в мошонке. Это большие

овальные тельца, имеющие на поверхности колбасовидное утолщение — придаток, который переходит в тяж — семенной канатик. Последний в виде шнура направляется в брюшную полость. С наступлением половой зрелости в семенниках развиваются мужские половые клетки — сперматозоиды. Из канальцев яичка и придатка по выводным протокам сперматозоиды проникают через семенные пузырьки и предстательную железу в уретру. При этом за счет секреции указанных образований образуется сперма. Таким образом, сперма, кроме сперматозоидов, содержит секреты желез придатка, семенных пузырьков и предстательной железы.

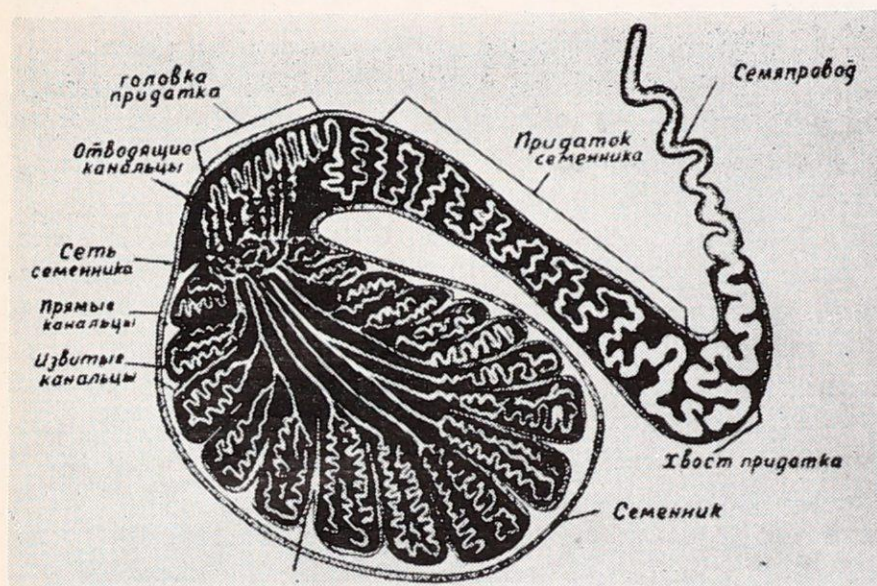


Рис. 1.

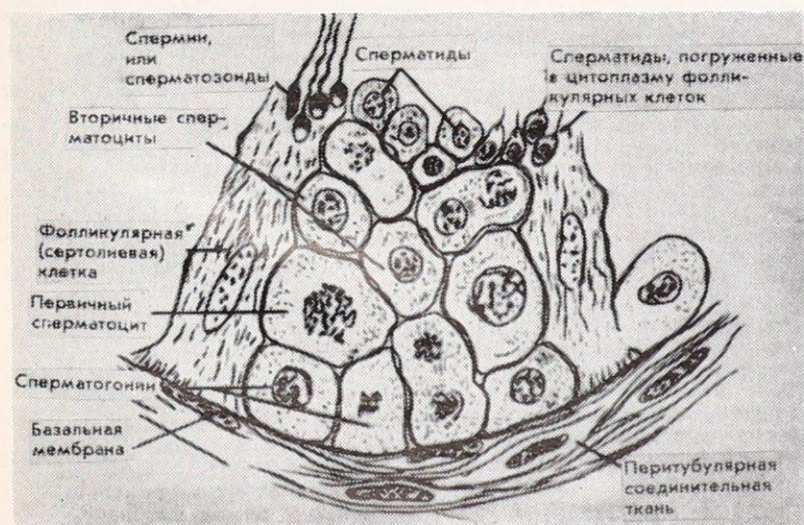


Рис. 2.

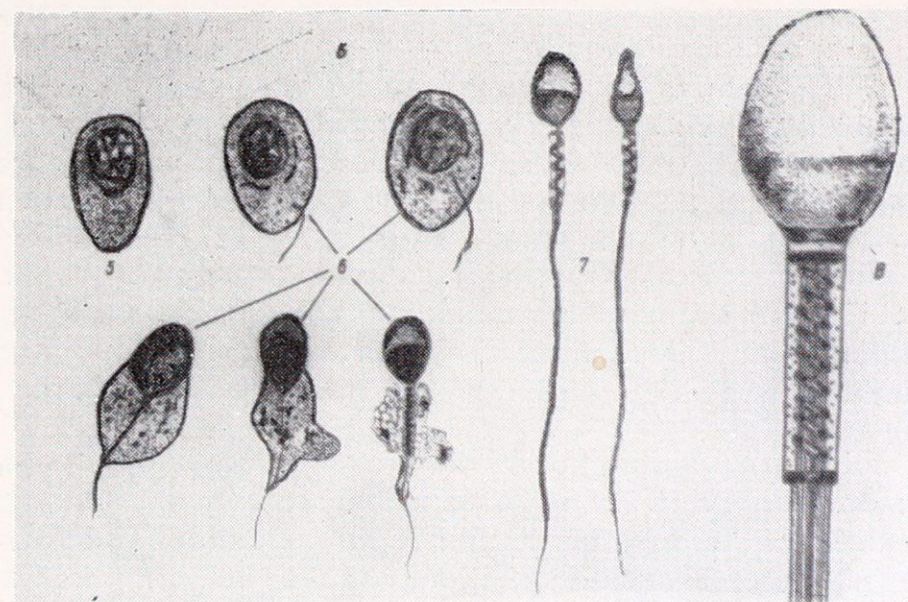


Рис. 3.

Рис. 1. Схема строения семенника и придатка у млекопитающих.

Рис. 2. Сегмент из поперечного среза семенного канальца.

Рис. 3. Сперматогенез и сперматозоиды (5 — сперматиды, 6 — последовательные стадии формирования спермиев, 7 — готовые спермии).

Строение женской половой системы

Данные сравнительной анатомии указывают, что женский половой аппарат у различных видов млекопитающих значительно отличается по своей морфологии. Особенно варьирует строение матки. В половом аппарате млекопитающих различают яичники, яйцеводы, матку, влагалище, наружные половые органы. Наибольшего развития он достигает у животных, приносящих многочисленный приплод, например, у свиньи (рис. 4). Рога матки свиньи достигают двух метров. В них прикрепляются и размещаются многочисленные эмбрионы.

У женщины в норме матка грушевидной формы и не имеет рогов. В матку проникают парные яйцеводы, или маточные трубы, заложенные в складках брюшины. Они изгибаются и значительно варьируют по длине (у женщин 8 — 12 см, у крупных животных 10—30 см). Трубы открываются в брюшную полость в виде воронки.

Яичники—парные органы. Они располагаются в брюшной полости вблизи матки и прикрепляются при помощи эластичных связок, которые являются продолжением широких маточных связок. В яичниках развиваются яйцеклетки. Одновременно яичники являются железами, которые выделяют в кровь женские половые гормоны, обуславливающие характерные половые признаки и вызывающие последовательные изменения во всем половом аппарате.

Яичник имеет корковое и мозговое вещество. В корковом слое развиваются женские половые клетки — яйцеклетки. Развитие их происходит в течение полового цикла. Некоторые из первичных фолликулов быстро увеличиваются в объеме, наполняются фолликулярной жидкостью. Эти образования, достигающие определенной величины, носят название Граафовых пузырьков. В зрелом пузырьке расположена яйцеклетка, окруженная слоем фолликуляр-

ных клеток. Пузырек достигает зрелости и разрывается. Яйцеклетка из фолликула проникает в прилежащую воронку маточной трубы и дальше в наружную треть яйцевода, где обычно происходит оплодотворение.

О в у л я ц и я. Зрелый фолликул имеет вид пузырька, часть которого выступает над поверхностью яичника. Пузырек обладает тремя оболочками: 1) внутренней — фолликулярный эпителий; 2) средней, состоящей из рыхлой соединительной ткани и интерстициальных клеток; здесь ветвится сеть кровеносных сосудов; 3) наружной соединительнотканной оболочкой из взаимно перекрещивающихся коллагеновых волокон.

Механизм овуляции до настоящего времени еще недостаточно выяснен. Но, бесспорно, большое значение в этом процессе играют нервные и гормональные факторы.

Согласно нашим данным, перед разрывом фолликул проходит «предовуляционную стадию»: пузырек быстро увеличивается в объеме, в нем резко расширяются кровеносные сосуды средней оболочки, и вследствие этого внутренняя и средняя оболочки образуют складки, обнажая наружную оболочку. При этом исчезает тургор клеток, и истонченная стенка легко разрывается, вернее, в этом участке наружной оболочки расходятся взаимно перекрещивающиеся волокна (рис. 9). Процесс овуляции у кроликов снят на киноленту (рис.10).

Гистологические и гистохимические исследования, проведенные в последнее время в нашей лаборатории (Л. С. Георгиевская), показывают, что перед овуляцией происходит изменение химизма волокон наружной оболочки фолликула.

После овуляции фолликул спадается, а яйцеклетка поступает в маточную трубу, где совершается оплодотворение.

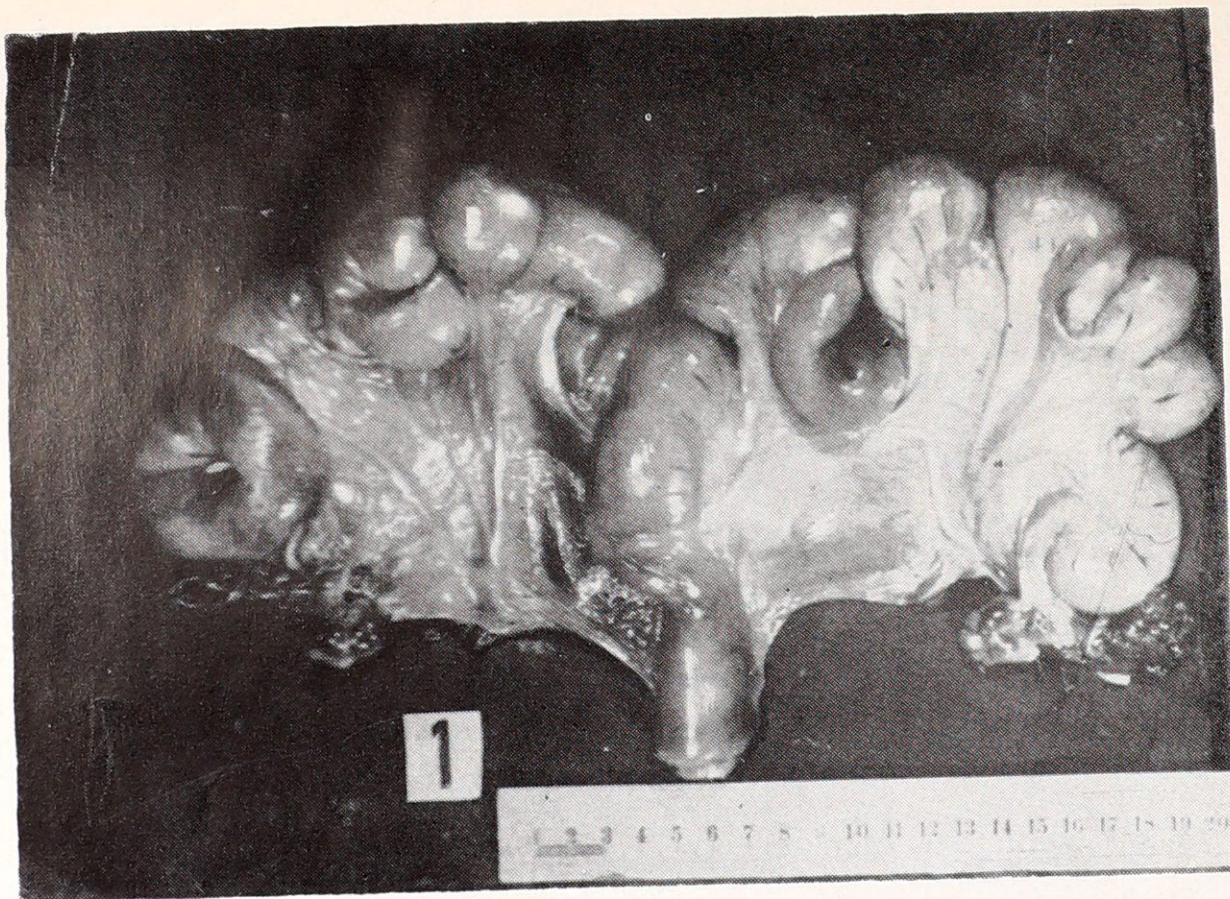


Рис. 4. Половой аппарат свиньи. Сильно изгибающиеся рога матки переходят в ее тело.

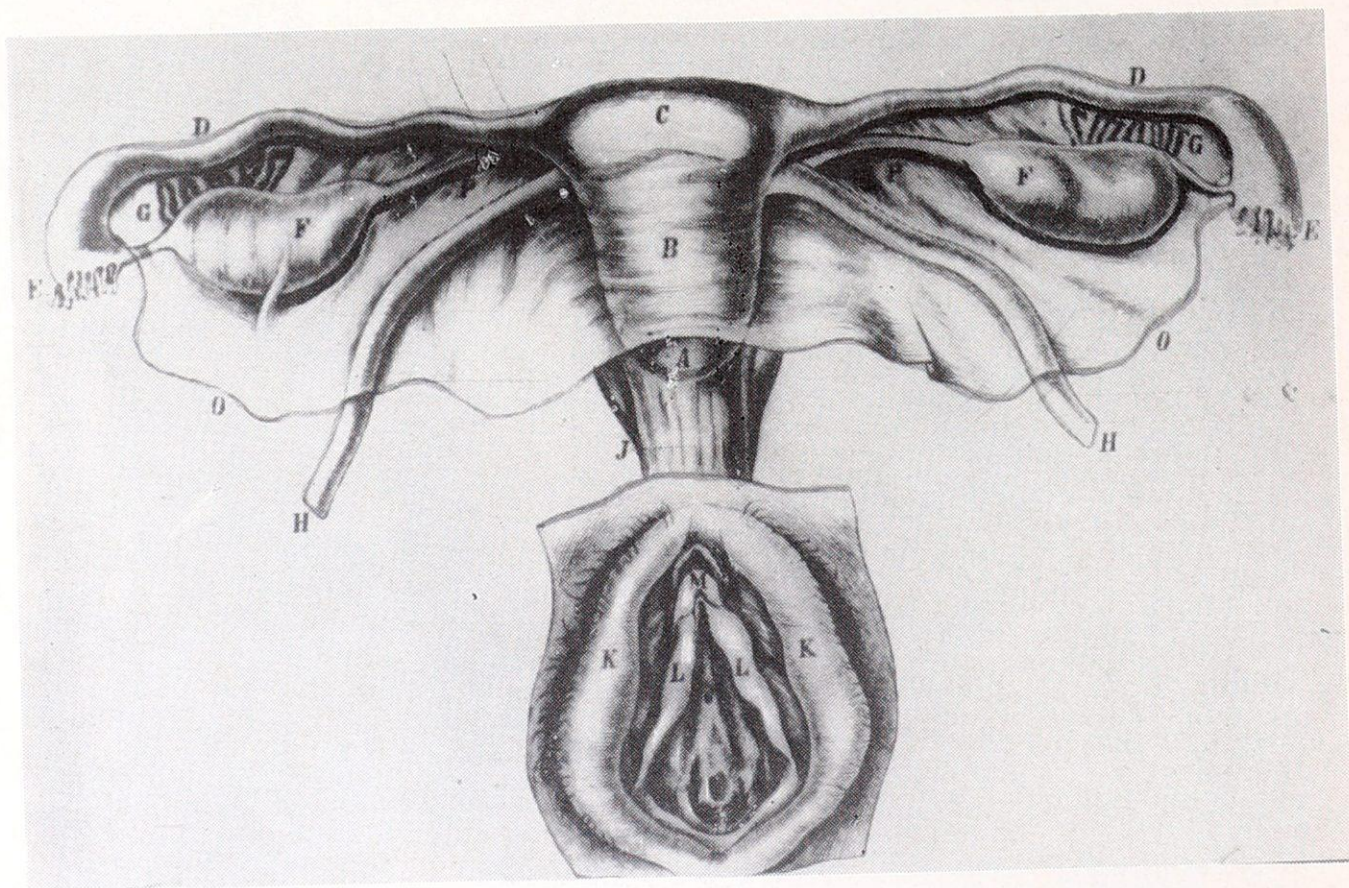


Рис. 5. Половой аппарат женщины (С — матка, D — маточные трубы, F — яичник. К — наружные половые органы).

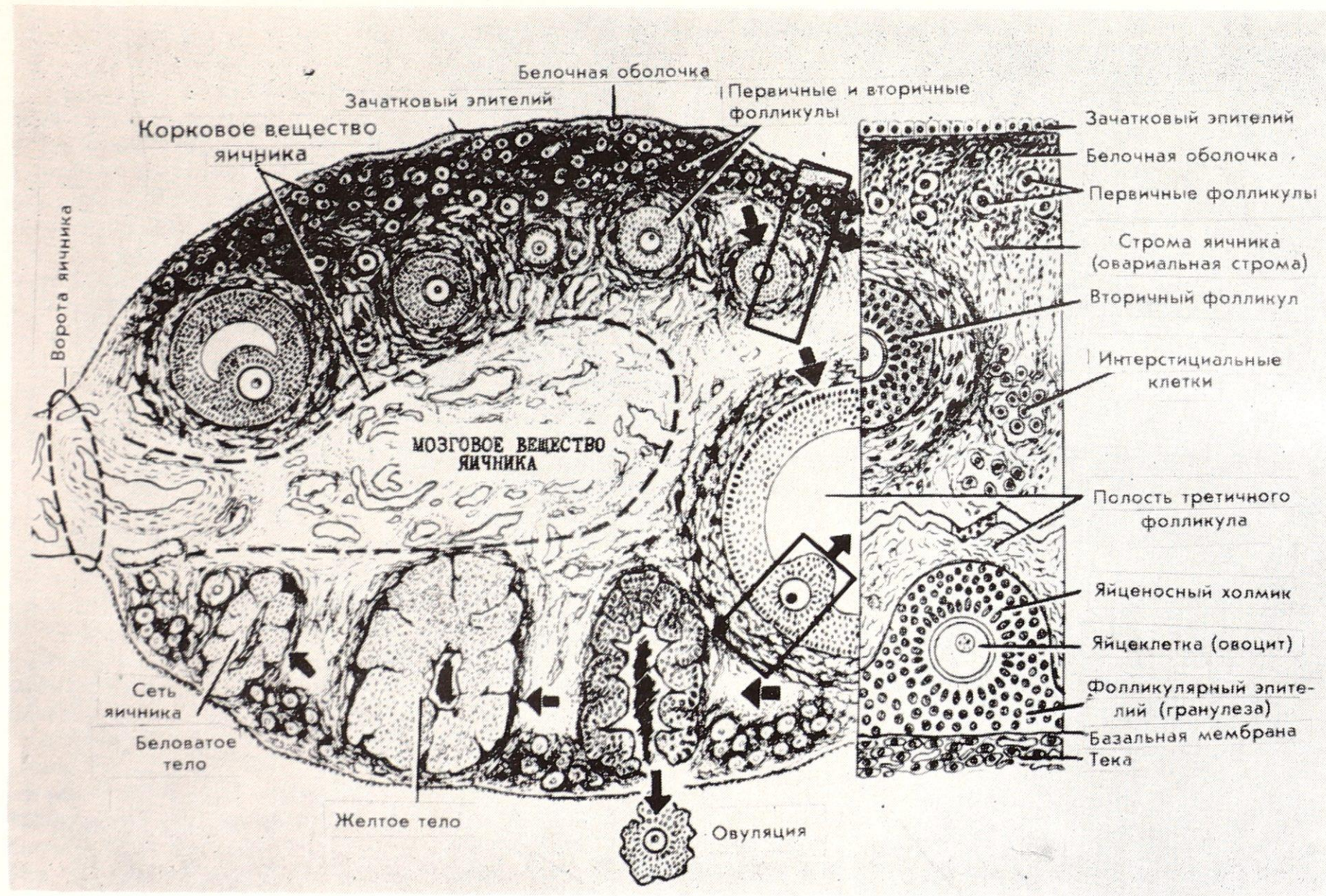


Рис. 6. Схема строения яичника млекопитающего (по Ю. Т. Техверу, 1968).

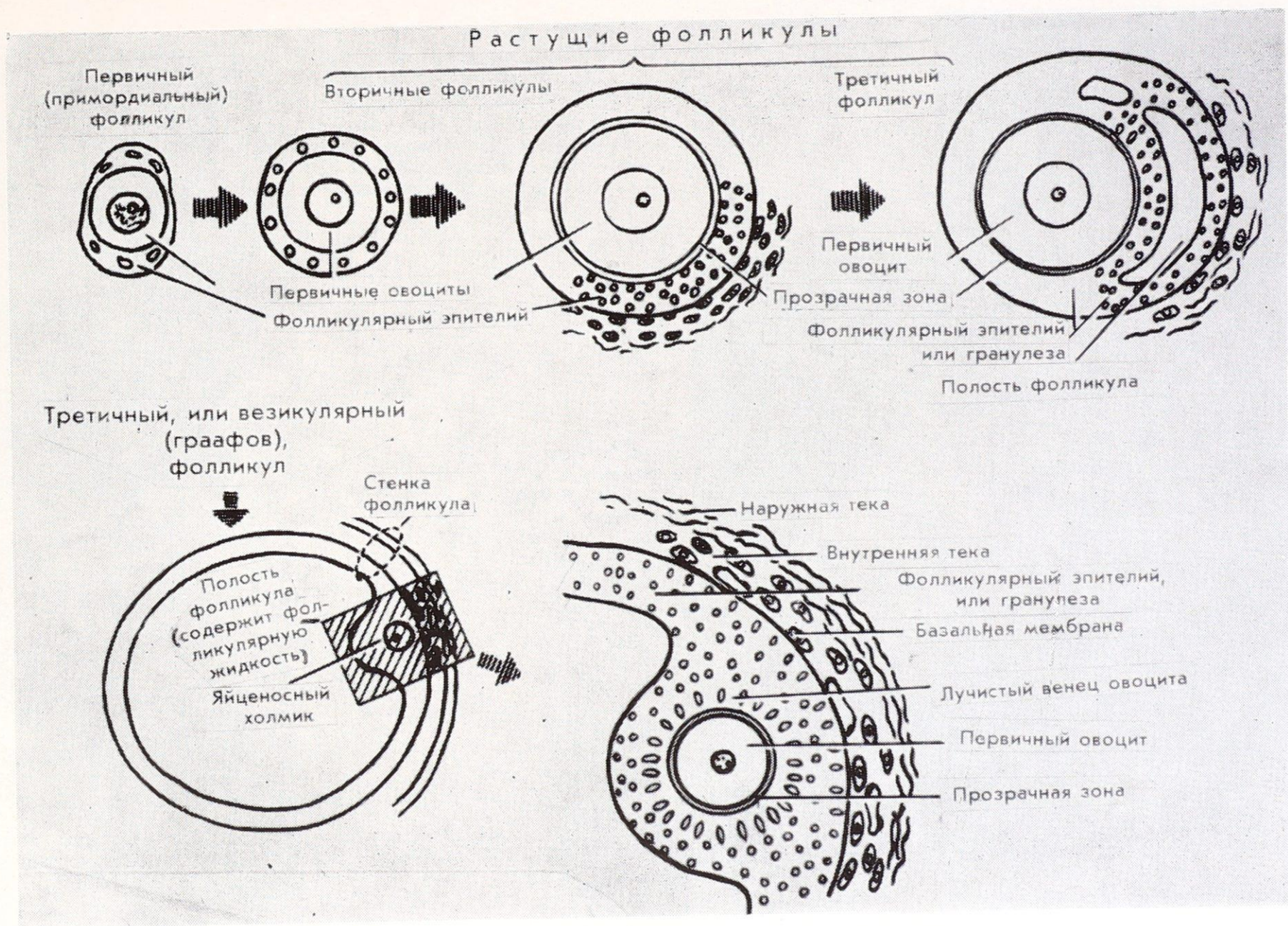


Рис. 7. Схема. Фолликулы яичника и их структурные компоненты (по Ю. Т. Техверу, 1968).



Рис. 8. Яичник свиньи, содержащий овулировавшие фолликулы.

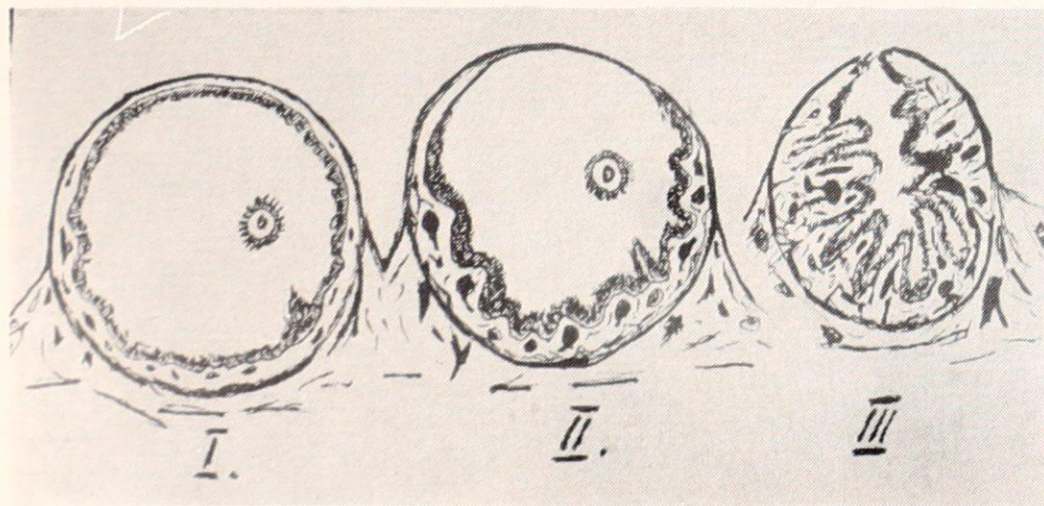


Рис. 9. Схема овуляции: 1 — зрелый фолликул, 2 — фолликул в «предовуляционной стадии», 3 — овулировавший фолликул.

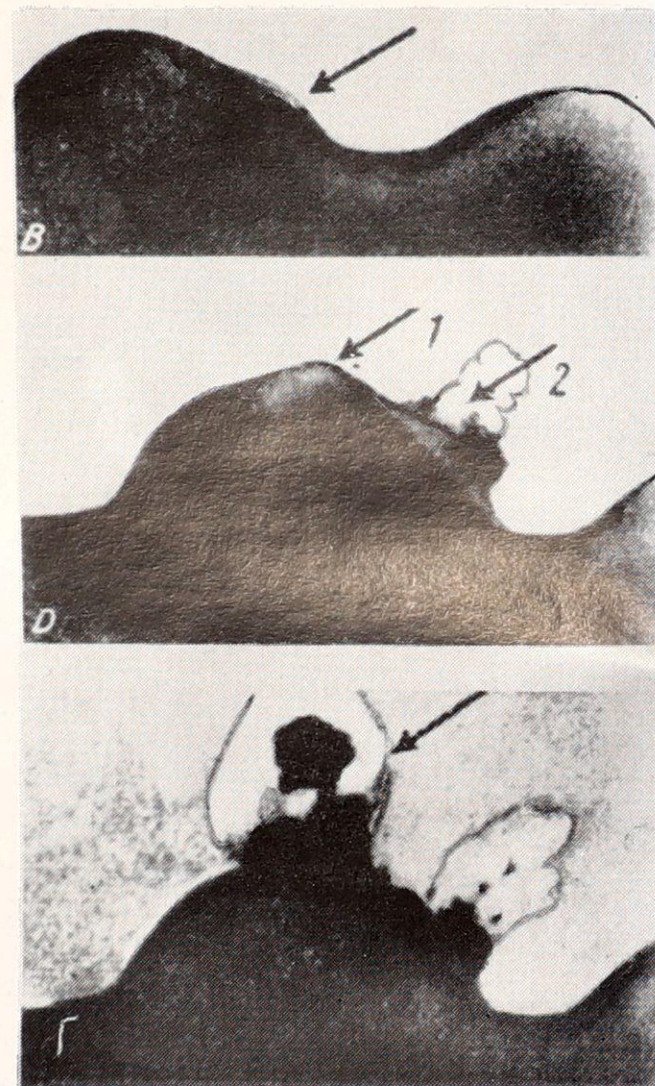


Рис. 10. Кадры замедленной киносъемки, показывающие ход овуляции у кролика (Hill, Allen, Kramer).

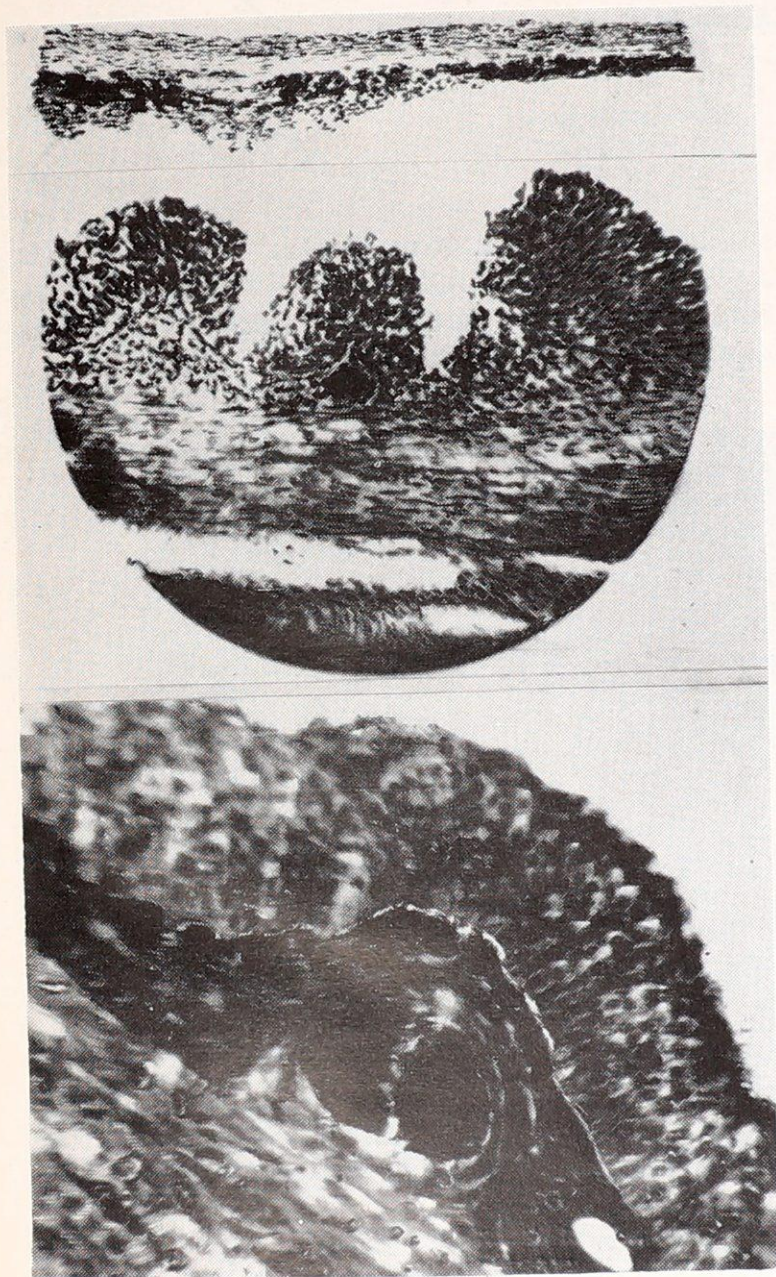


Рис. 11. Микроскопическое строение фолликула свиньи в «предовуляционной стадии» (малое и большое увеличение). Оболочки фолликула собраны в складки, кровеносные сосуды расширены.

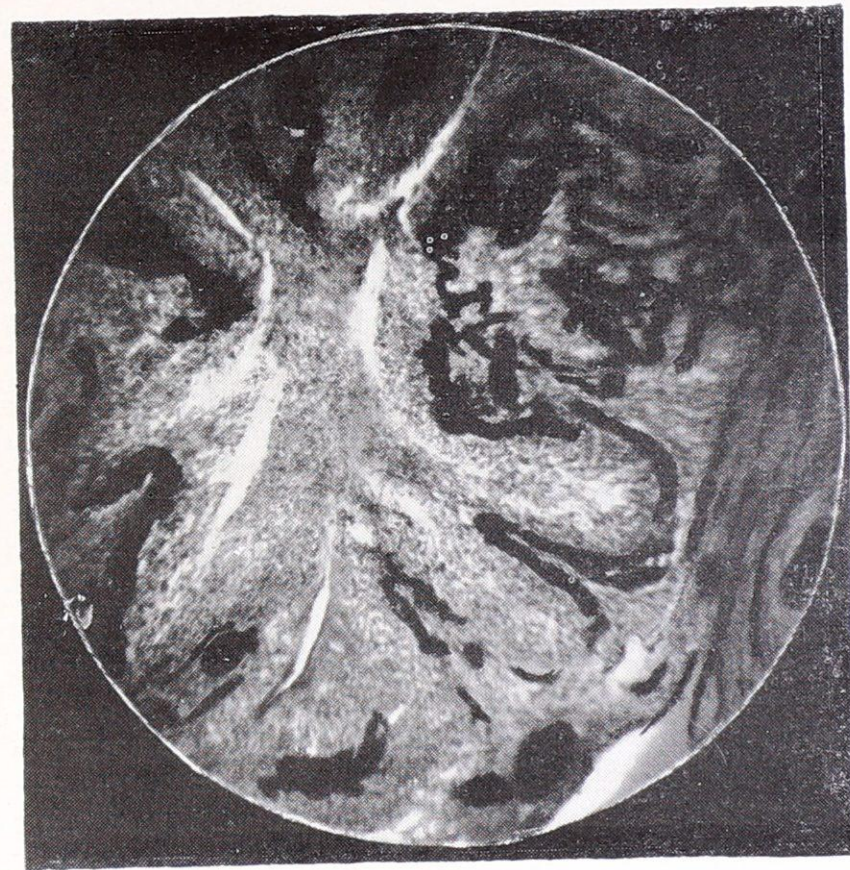


Рис. 12. Овулировавший фолликул из яичника свиньи. Фолликул спался; выделяются сосуды, наполненные кровью.

ПРОДВИЖЕНИЕ СПЕРМАТОЗОИДОВ И ЯЙЦЕКЛЕТОК В ПОЛОВЫХ ПУТЯХ

Сперматозоиды в жидкой среде при температуре тела способны к активным движениям в течение 10—12 часов. При комнатной температуре движение сохраняется у некоторых сперматозоидов на протяжении 24 часов. Варьируя температуру и среду, можно сохранить их способность к движению в течение продолжительного срока. (В практике искусственного осеменения применяется замораживание спермы в различных разбавителях). Обычная самостоятельная скорость движения сперматозоидов 2—4 мм в минуту. Перемещение сперматозоидов и яйцеклеток в женских половых путях зависит от стадии полового цикла и связано с овуляцией и действием эстрогенного гормона. Сперма быстро, в течение нескольких минут после осеменения, проникает в маточные трубы вплоть до их воронок.

Яйцеклетки тотчас же после овуляции попадают в трубы. Вследствие сократительных движений труб яйцеклетки быстро проходят абдоминальную треть яйцеводов. Здесь чаще всего сперматозоиды проникают в яйцо, и совершается оплодотворение. Дальнейшее перемещение яйцеклетки происходит медленно, чему способствует мерцательный эпителий слизистой оболочки труб. Оплодотворенные и неоплодотворенные яйцеклетки перемещаются с одинаковой скоростью. У крупных домашних животных яйцеклетки на 3—4-е сутки проникают в матку. По-видимому, у женщины яйцо находится в маточных трубах тоже 4 суток. В течение этого срока длится процесс дробления оплодотворенных клеток. Прилагаемые схемы (рис. 14, 15) иллюстрируют

динамику перемещения яйцеклеток в маточных трубах.

У животных, приносящих большой приплод, в яйцеводах обнаруживается одновременно сразу несколько яйцеклеток, расположенных рядом (рис. 16).

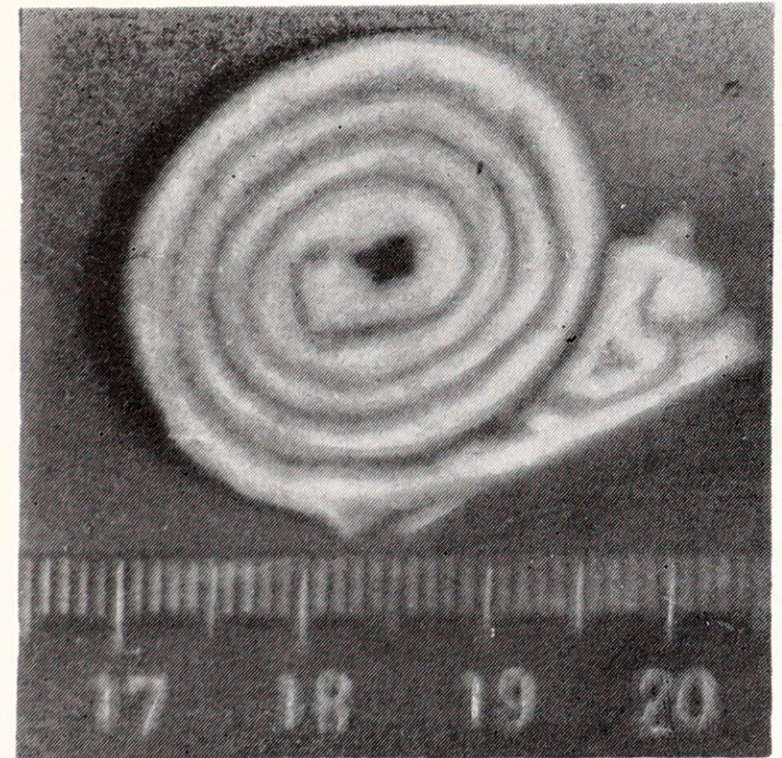


Рис. 13. Яйцевод, для исследования свернутый в «улитку».

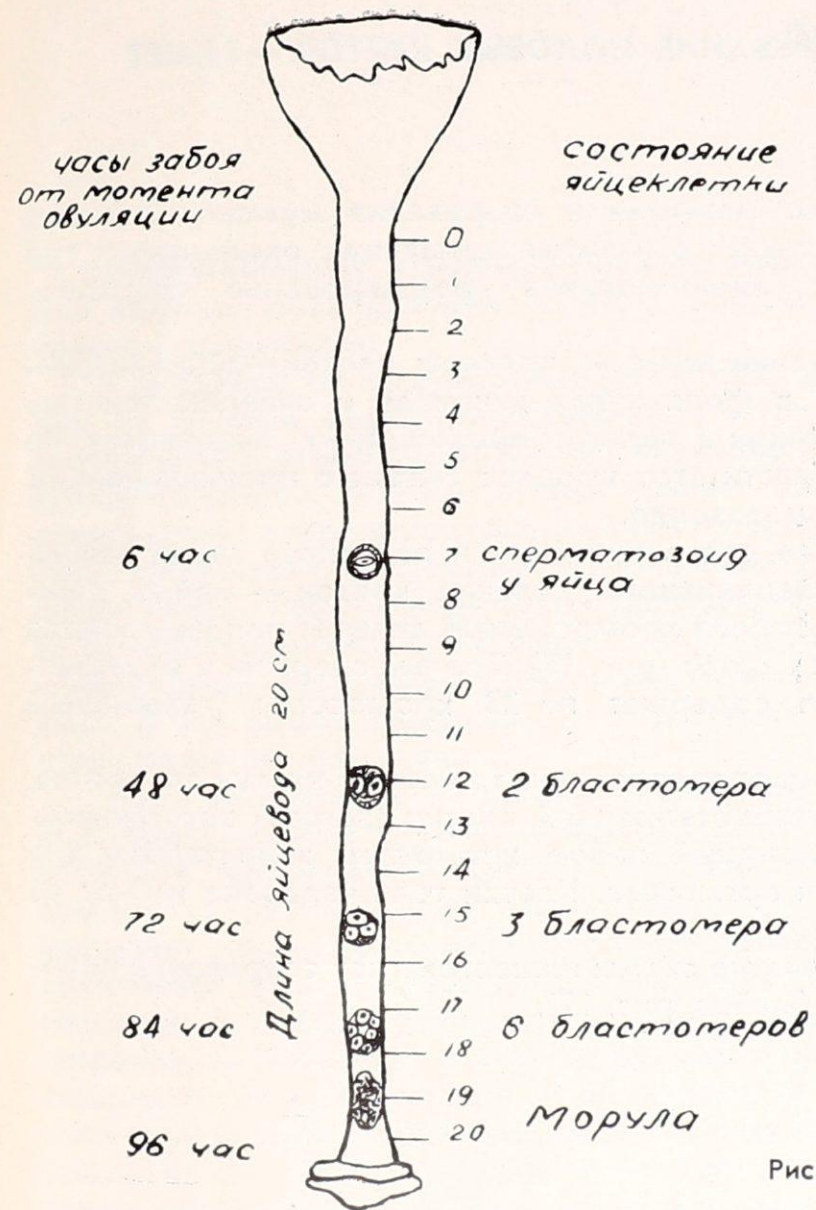


Рис. 14. Динамика перемещения яиц в яйцеводе коровы.

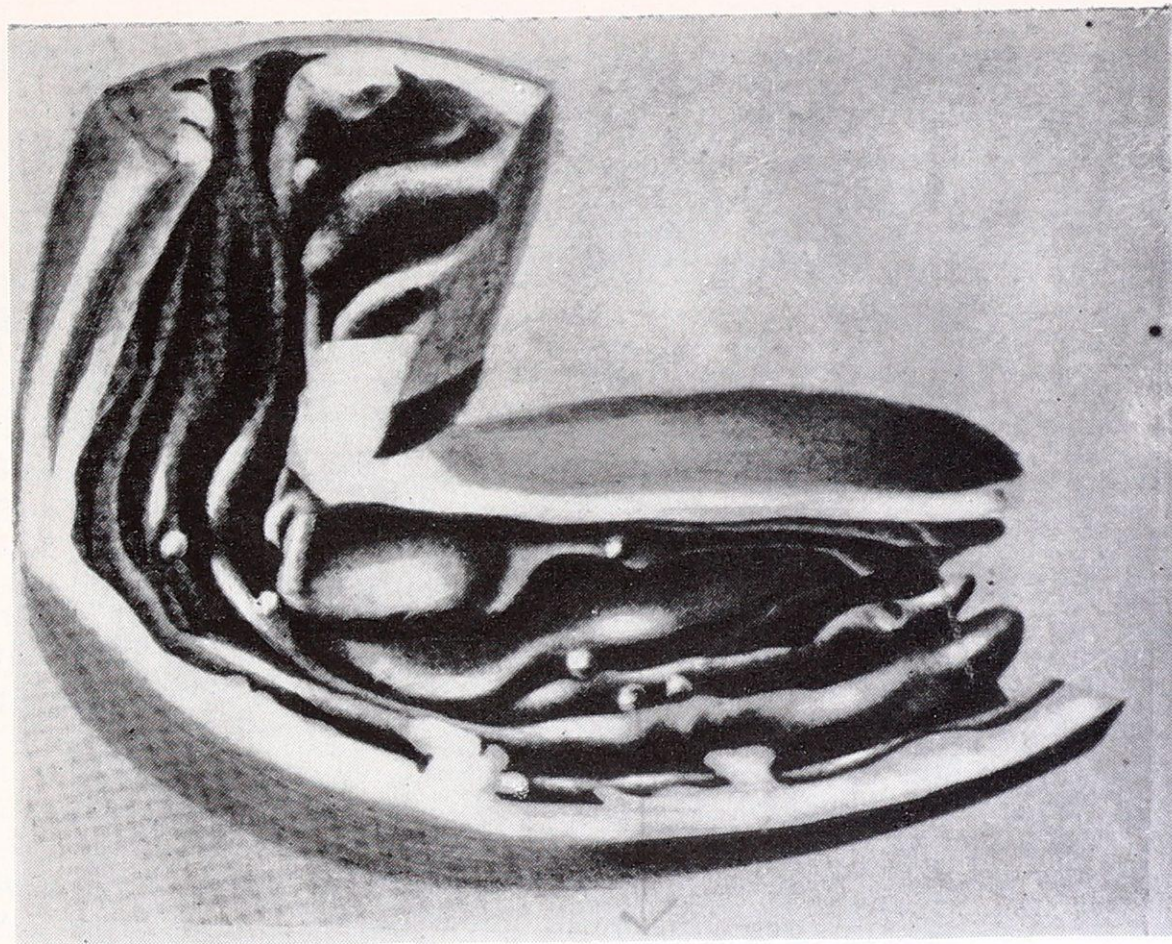


Рис. 15. Модель яйцевода крысы. В просвете трубы 8 оплодотворенных яйцеклеток (по Гартману).

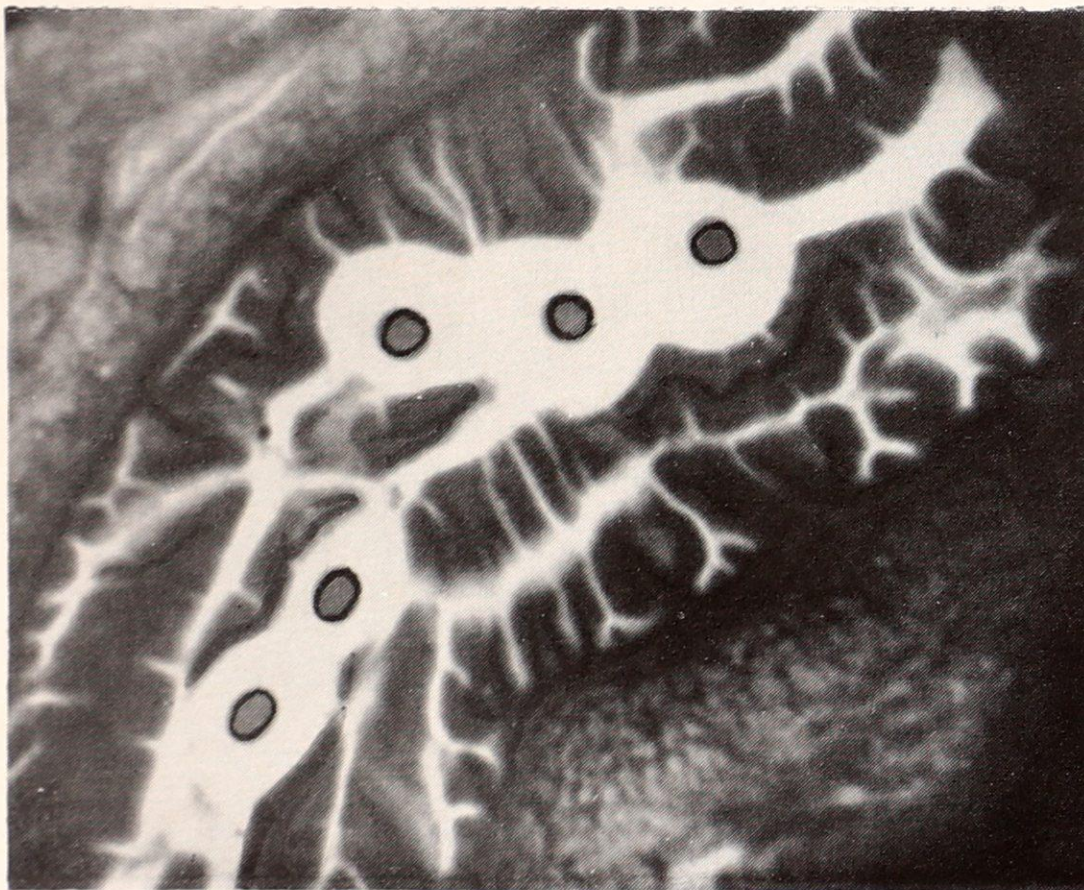


Рис. 16. Срез яйцевода кролика. В просвете трубы 5 оплодотворенных яйцеклеток, расположенных рядом.

СОЗРЕВАНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК — ГАМЕТ

Процесс развития и созревания мужских половых клеток протекает в извитых канальцах семенников, где происходит окончательное формирование сперматозоидов.

Созревание женских половых клеток—яйцеклеток—начинается в фолликулах яичников и завершается уже после овуляции в период прохождения яйцеклеток по трубам. Отчасти этот процесс связан с проникновением в яйцо сперматозоида.

В основе сперматогенеза и овогенеза лежат общие процессы специального деления клеток — мейоз, в результате которого хромосомный аппарат половых клеток уменьшается вдвое (рис. 17). Зрелые спермии и яйцеклетки человека содержат по 23 хромосомы (гаплоидный набор).

Во время оплодотворения половые клетки сливаются, и в ядре оплодотворенной клетки (зиготе) восстанавливается диплоидный набор хромосом, характерный для ядер клеток организма. Клетки тела человека имеют 46 хромосом.

Прилагаемые схемы иллюстрируют созревание половых клеток (мейоз, рис. 17).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ДРОБЛЕНИЕ

Оплодотворение у млекопитающих животных изучено еще недостаточно. Данные об этом процессе у человека крайне ограничены.

В процессе оплодотворения различают несколько стадий. Из яичника яйцеклетки проникают в трубы. Здесь они окончательно освобождаются от окружающих их фолликулярных клеток, причем в рассеивании венца большую роль играют сперматозоиды, химизм спермы и механические препятствия, создаваемые ворсинками слизистой оболочки трубы. Рассеивание венца (денудация) — первая фаза оплодотворения. Затем один сперматозоид (а нередко и несколько) проникает в околожелточное пространство яйца. В это время завершается созревание яйцеклетки — отделяются полярные тельца.

Ядро яйцеклетки, имеющее гаплоидное число хромосом, превращается в женский пронуклеус. Головки сперматозоидов, проникшие в протоплазму яйца, набухают и превращаются в мужские пронуклеусы. В дальнейшем наступает наиболее важная фаза оплодотворения — фаза сближения пронуклеусов и их «слияние». В этот период гаплоидный набор хромосом женского ядра сливается с гаплоидным набором хромосом мужского пронуклеуса. Завершается оплодотворение, и яйцеклетка с ядром, имеющим диплоидное число хромосом, становится зародышем (зиготой). За оплодотворением следует митотическое деление яйцеклетки, еще заключенной в свою оболочку. Такое деление зиготы называется дроблением, а разделившиеся клетки — бластомерами.

Процесс оплодотворения протекает очень сложно. Возможны различные варианты в зависимости от количества проникших в яйцо сперматозоидов, превращения их в пронуклеусы и «слияния» этих пронуклеусов.

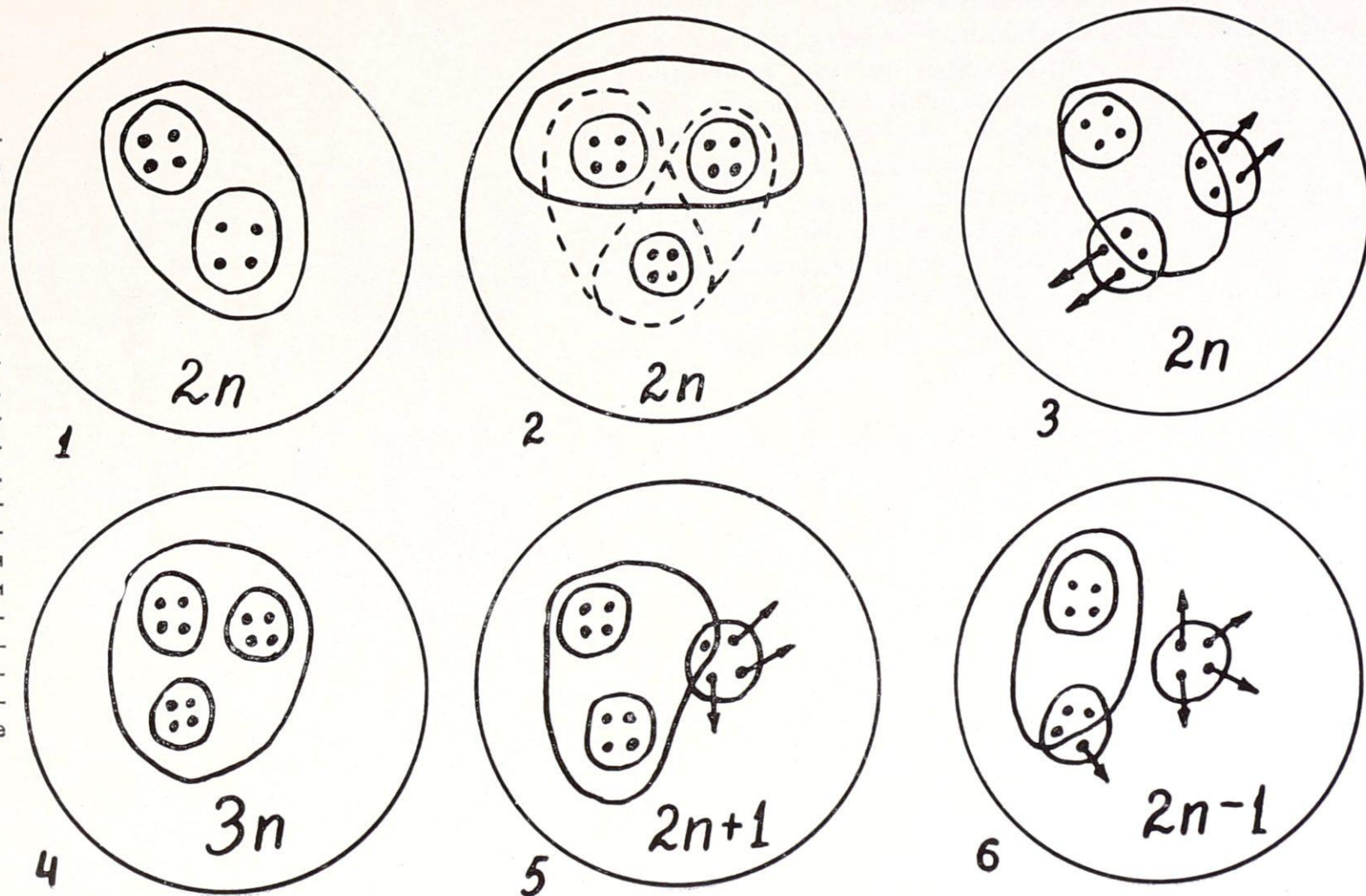
Участие многих сперматозоидов в процессе оплодотворения ряд авторов считает отклонением от нормы, называя это явление полиспермией. Однако, по нашим данным (Б. П. Хватов), следует различать физиологическую и патологическую полиспермию, когда при оплодотворении сливаются более двух пронуклеусов и образуется зигота, содержащая набор хромосом больше диплоидного. При физиологической полиспермии в образовании зиготы участвуют только два пронуклеуса; дополнительные же пронуклеусы редуцируются.

Анализ наших наблюдений позволяет отметить еще ряд других возможностей образования нормальной зиготы с участием хромосом из разных пронуклеусов. При этом в зиготе наблюдается нормальный диплоидный набор хромосом. Во время оплодотворения редуцируются отдельные хромосомы из разных пронуклеусов; образуется нормальная зигота, продолжающая свое развитие. Однако надо полагать, что в указанных случаях возможны также разные отклонения в сочетании хромосом с увеличенным или уменьшенным их количеством, что, по-видимому, приводит к хромосомным болезням.

Различные стадии оплодотворения представлены на прилагаемых иллюстрациях. Здесь же приводятся наши данные о полиспермии (рис. 18).



Рис. 18. Схема нормального и полиспермного оплодотворения. Для примера представлен гаплоидный набор 4 хромосом (по Б. П. Хватову).
 1. Слияние 2 пронуклеусов (нормальное оплодотворение). 2. Возможные комбинации слияния двух из трех пронуклеусов. Третий пронуклеус редуцируется (нормальное оплодотворение). 3. Участие в оплодотворении 3 пронуклеусов. Сливается только часть хромосом пронуклеусов. Результат: нормальное оплодотворение; диплоидный набор хромосом.
 4. Слияние 3 пронуклеусов, ненормальное, полиспермное оплодотворение. 5. Слияние 3 пронуклеусов. Из третьего пронуклеуса в оплодотворении участвует только дополнительная хромосома (хромосомная аномалия). 6. При оплодотворении выпадает одна из хромосом (хромосомная аномалия). Стрелками обозначены отдельные хромосомы, подвергающиеся редукции. В результате могут возникнуть хромосомные болезни.



Вслед за оплодотворением наступает фаза **дробления**. У млекопитающих животных и человека дробление обычно происходит полно и асинхронно. При этом возникают зародыши с четным и нечетным числом бластомеров, что связано с неодновременным протеканием митозов в бластомерах и ранним развитием внезародышевых частей, обеспечивающих трофику зародыша. На рисунке 19 представлена схема дробления и образования морулы и бластоцисты у млекопитающих животных.

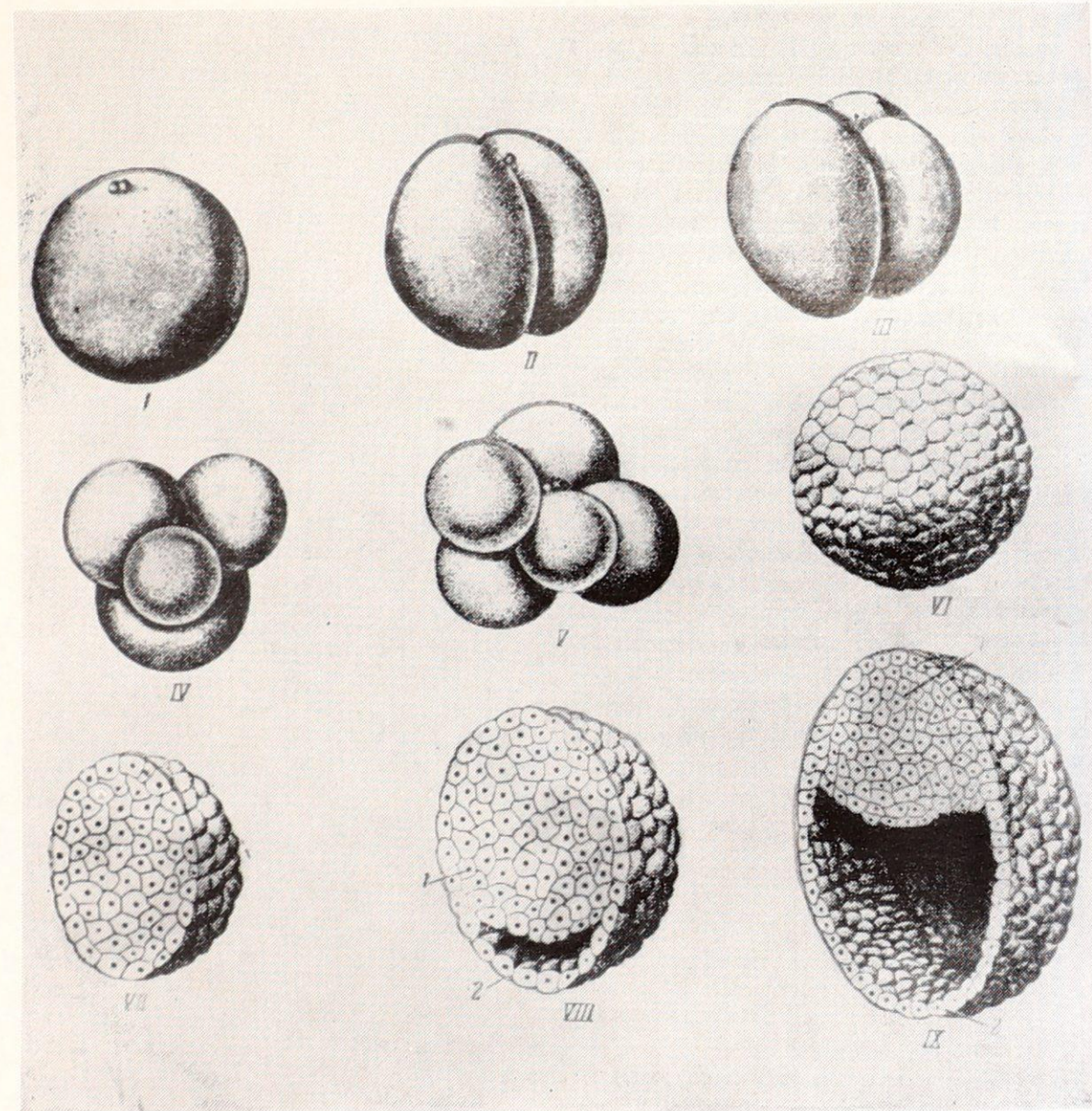


Рис. 19. Образование зародышевого (бластодермического) пузырька у млекопитающих (схема по Г. А. Шмидту). I — V — стадии дробления; VI — VII — морула; VIII — IX — разделение морулы на зародышевый узел (1) и трофобласт (2).

ЧАСТЬ II

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

Основные данные об оплодотворении и раннем эмбриогенезе животных (дроблении) были получены при наблюдениях над развитием яиц некоторых беспозвоночных (морской еж, медуза). Прозрачные яйца, помещенные в каплю воды, позволяли под микроскопом наблюдать сложные процессы первоначального развития.

В дальнейшем были разработаны методы извлечения яйцеклеток из маточных труб и матки. Первоначальные данные ограничивались исследованиями на лабораторных животных (белая мышь, крыса, морская свинка, кролик). Затем были получены материалы о развитии домашних млекопитающих животных. В последнее время оживились исследования в этом направлении. В альбоме приводятся материалы об оплодотворении и раннем развитии ряда млекопитающих животных.

Яйцеклетка млекопитающих имеет шаровидную форму и микроскопические размеры. Протоплазма клетки содержит незначительное количество питательных веществ. В яйце выделяются только собственные оболочки. Вторичные наслоения белка во время прохождения яйца по половым путям наблюдаются только у некоторых животных, например у кролика. Исключение составляют яйца низших яйцекладущих млекопитающих (утконос и ехидна), у которых яйца больше по размеру и имеют плотные оболочки. Зрелая яйцеклетка человека имеет диаметр 120—140 микрон.

Размер (диаметр) яйцевых клеток млекопитающих (в микронах)

Вид животного	Диаметр яйцеклетки	Вид животного	Диаметр яйцеклетки
Ехидна	2500—3000	Лошадь	135
Сумчатые	140—240	Корова	135—140
Кролик	120—130	Овца	120
Морская свинка	75—85	Коза	140
Мышь	70—75	Свинья	120—140

Сперматозоиды у млекопитающих животных отличаются некоторыми деталями строения, величиной головки и длиной хвоста. При сравнительном исследовании выявляются отдельные особенности оплодотворения и дробления.

Размер сперматозоидов некоторых животных (в микронах)

Вид животного	Длина головки	Общая длина	Объем в куб. микронах
Кролик	7,6 (от 5,3 до 9,7)	52 (от 35 до 62)	52 (от 34 до 80)
Жеребец	6,9 (от 5,6 до 8,4)	56 (от 51 до 63)	58,4 (от 33 до 101)
Бычок	10,5 (от 7 до 12,7)	70 (от 61 до 72)	95 (от 58 до 132)
Баран	4—5	55—60	
Хряк	8,6 (от 7,2 до 10,2)	50 (от 37 до 62)	125 (от 65 до 215)

РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЛАБОРАТОРНЫХ ГРЫЗУНОВ

Белые мыши, крысы и морские свинки издавна служили объектом эмбриологических исследований. В конце прошлого века был выявлен (Соббота) половой цикл мыши и описаны оплодотворение и дробление на этом объекте. В последнее время Daley провел весьма точные исследования на крысах по изучению цитохимических сдвигов при оплодотворении и дроблении. Новые данные, полученные при изучении морских свинок, представлены в работах А. И. Хаджиолова и С. Такевой (1967, 1968) и кроликов — в лаборатории П. В. Макарова — Л. И. Павловой (1959).

В отношении оплодотворения и ранних стадий развития особенно полные сведения получены о кролике (Bischoff, 1842, Hammond, 1927, Pincus, 1936). О. В. Красовская (1935), И. И. Соколовская (1957) и другие продемонстрировали оплодотворение и дробление яйцеклеток кролика. Ниже мы также приводим собственные наблюдения над кроликом.

Кролик

У кроликов в связи с спровоцированной овуляцией получены наиболее точные данные о перемещении половых клеток в трубах, об оплодотворении и дроблении. Овуляция у кроликов обычно наступает через 10—12 часов после спаривания. Яйца легко вымываются из труб. Установлено, что оплодотворение происходит через 18—20 часов после спаривания; через 24 часа зигота находится на

стадии двух бластомеров. Дробящийся зародыш поступает в матку через 70—75 часов.

Для обнаружения ранних зародышей кролика яйцеводы свертываются спирально. После фиксации их заливают в целлоидин или парафин. Этот метод позволяет изучить динамику перемещения яйцеклеток в трубах и одновременно выявить картины оплодотворения и дробления.

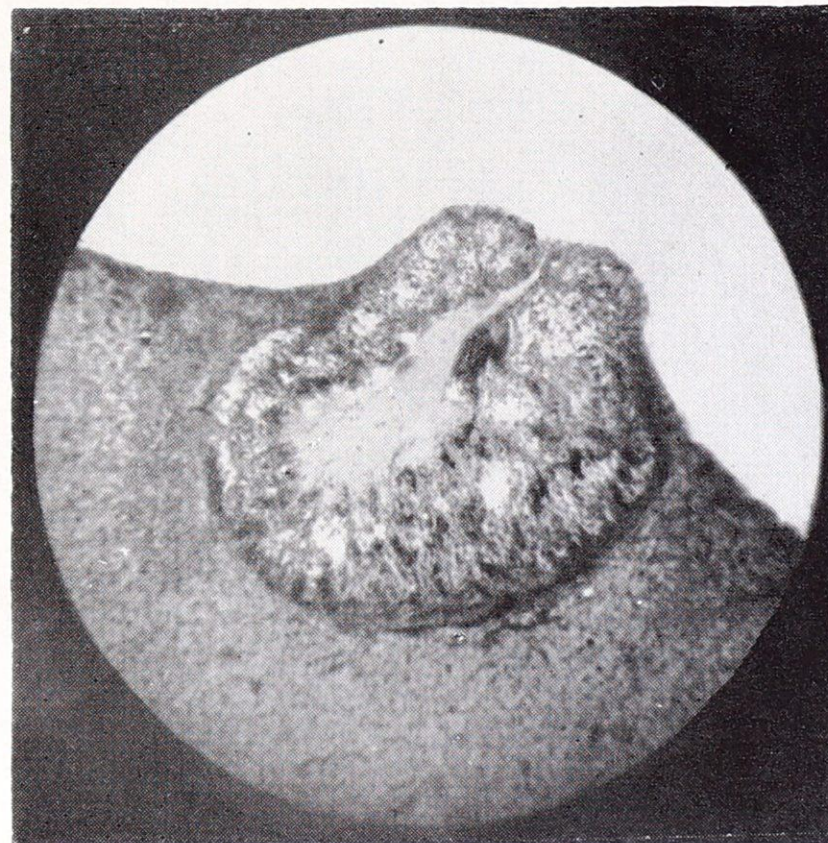


Рис. 20. Овулировавший фолликул из яичника кролика.

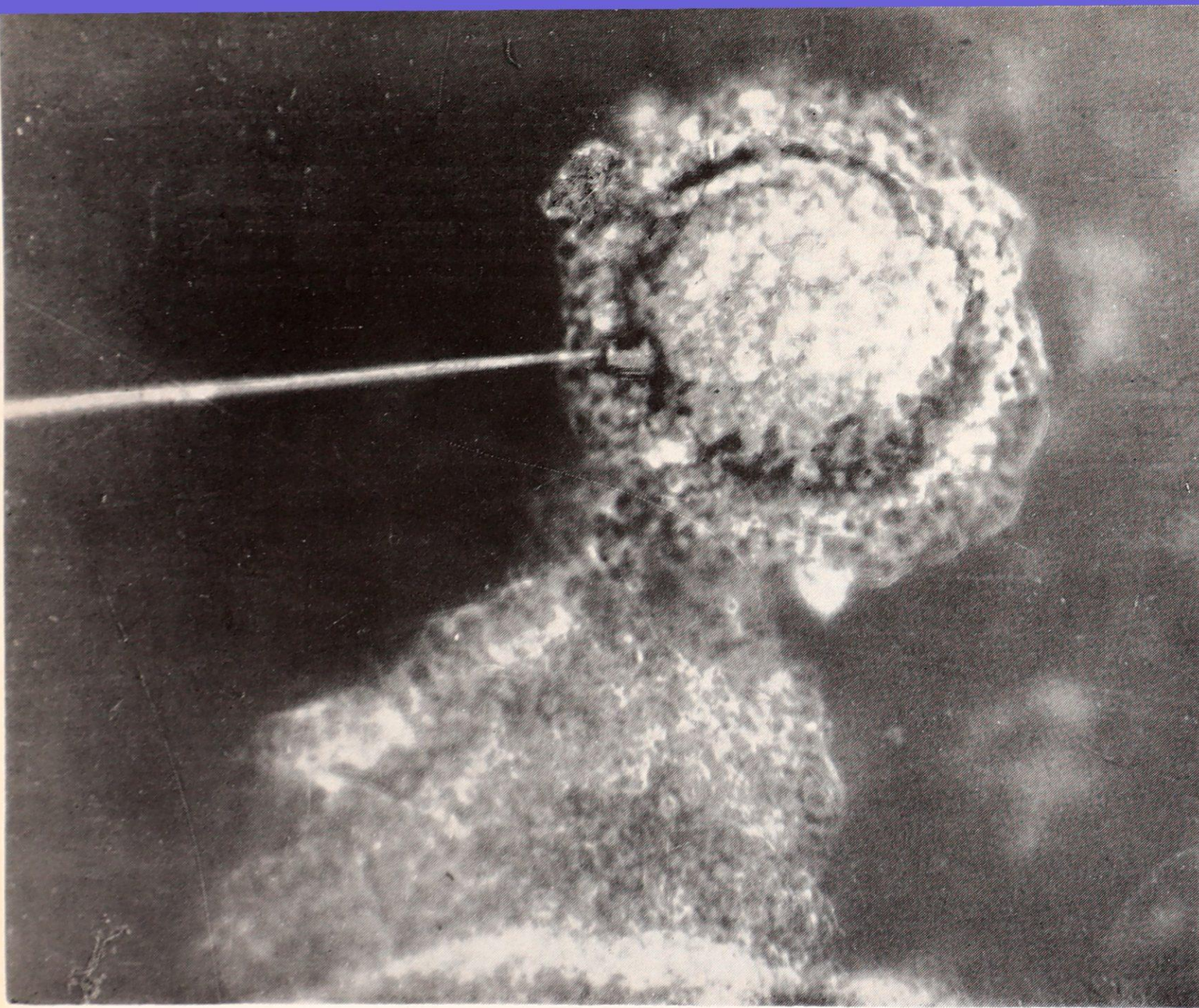


Рис. 21. Зрелая яйцеклетка кролика, извлеченная из трубы вскоре после овуляции. Прижизненно микроманипулятором введена пипетка. Яйцо окружено короной фолликулярных клеток. Лучистый венец можно оттянуть в сторону, но после прекращения воздействия он снова возвращается в прежнее положение. Яйцо с прозрачной оболочкой может свободно вращаться относительно лучистого венца (наша лаборатория, из опытов П. Великого, 1967).

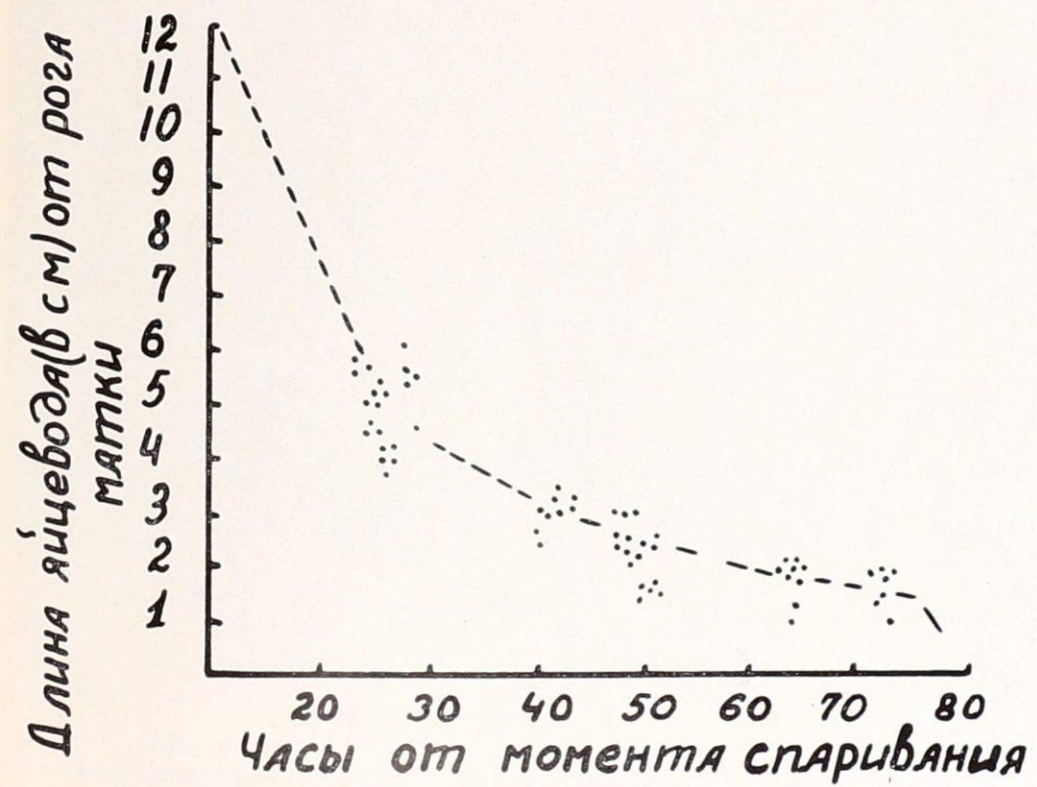


Рис. 22. Расположение и динамика перемещения яиц в яйцеводах кролика, установленные методом серийного исследования труб, свернутых в «улитку».

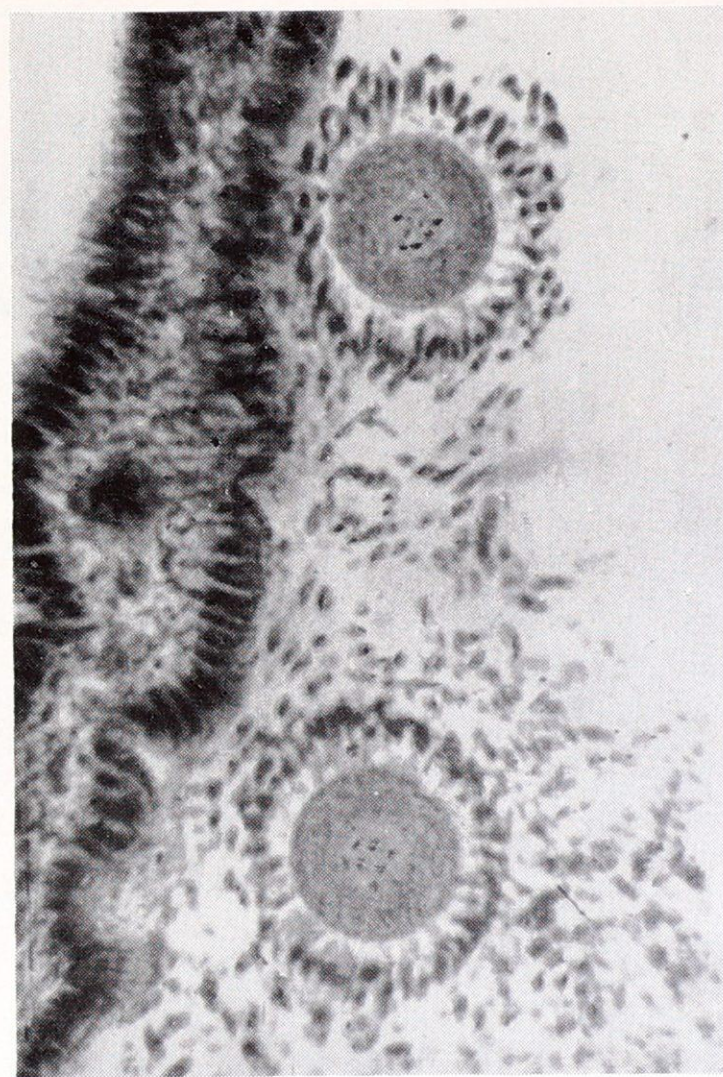


Рис. 23. Яйцеклетка кролика. Денудация.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

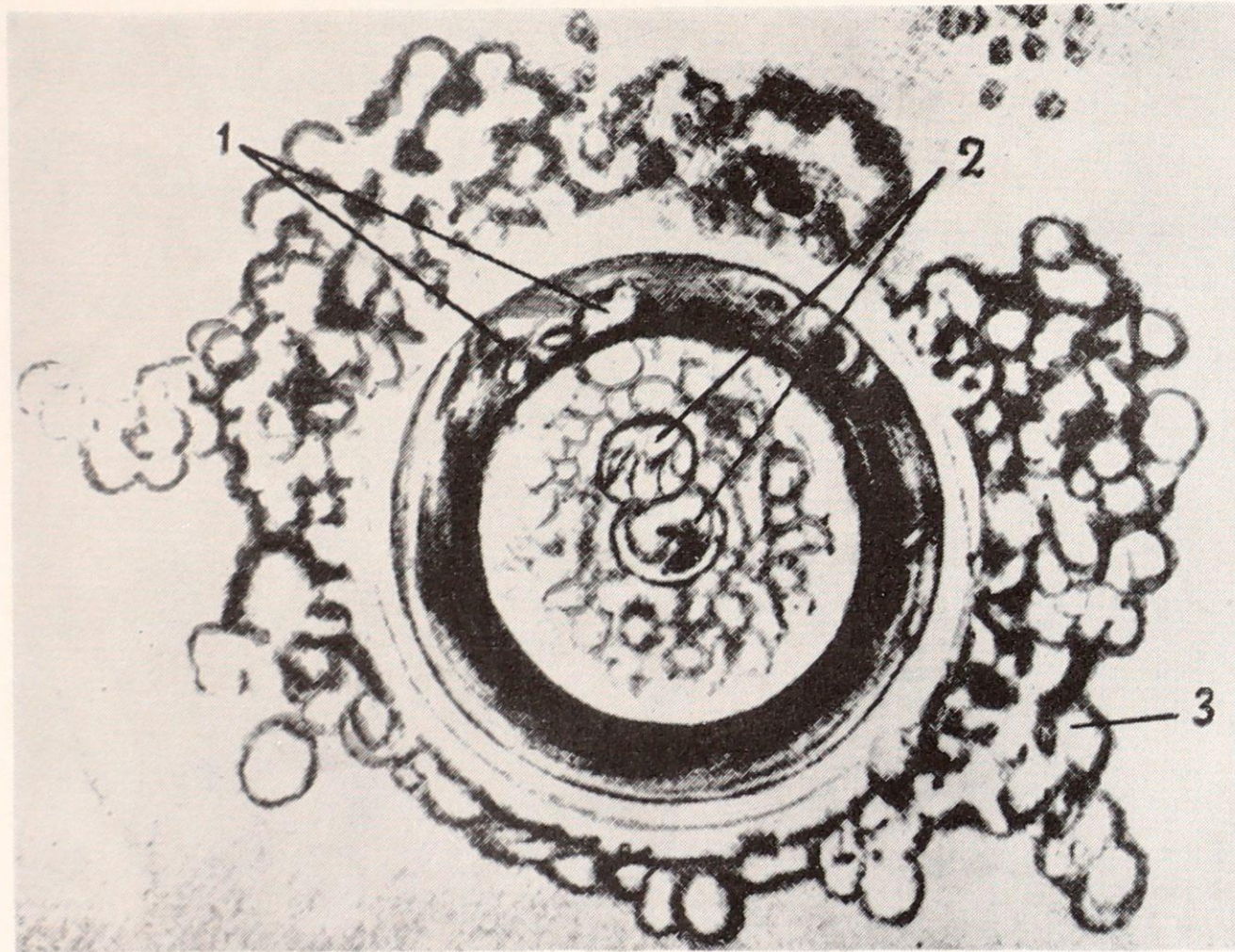


Рис. 24. Яйцо крольчихи в момент превращения в зиготу. Видны редукционные тельца в околожелточном пространстве (1), 2 сближающихся пронуклеуса (2) и остатки клеток лучистого венца на прозрачной оболочке (по И. И. Соколовской).

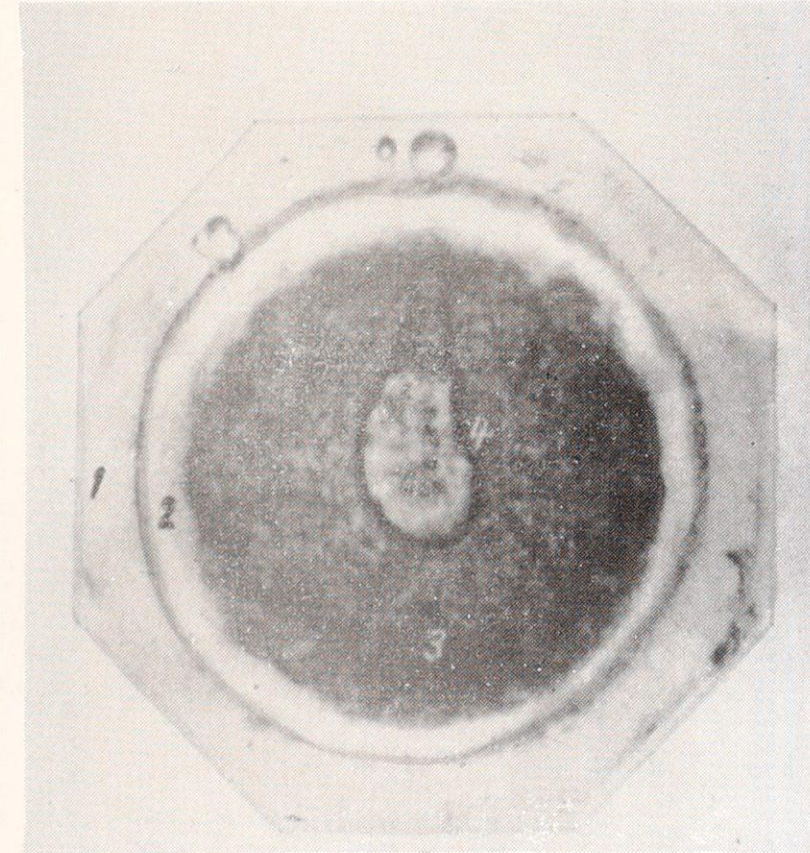


Рис. 25. Оплодотворение. Слияние ядер. 1 — прозрачная оболочка, 2 — околожелточная щель, 3 — тело яйца, 4 — сливающиеся ядра. Снимок яйца сделан с фазово-контрастным приспособлением.



Рис. 26.

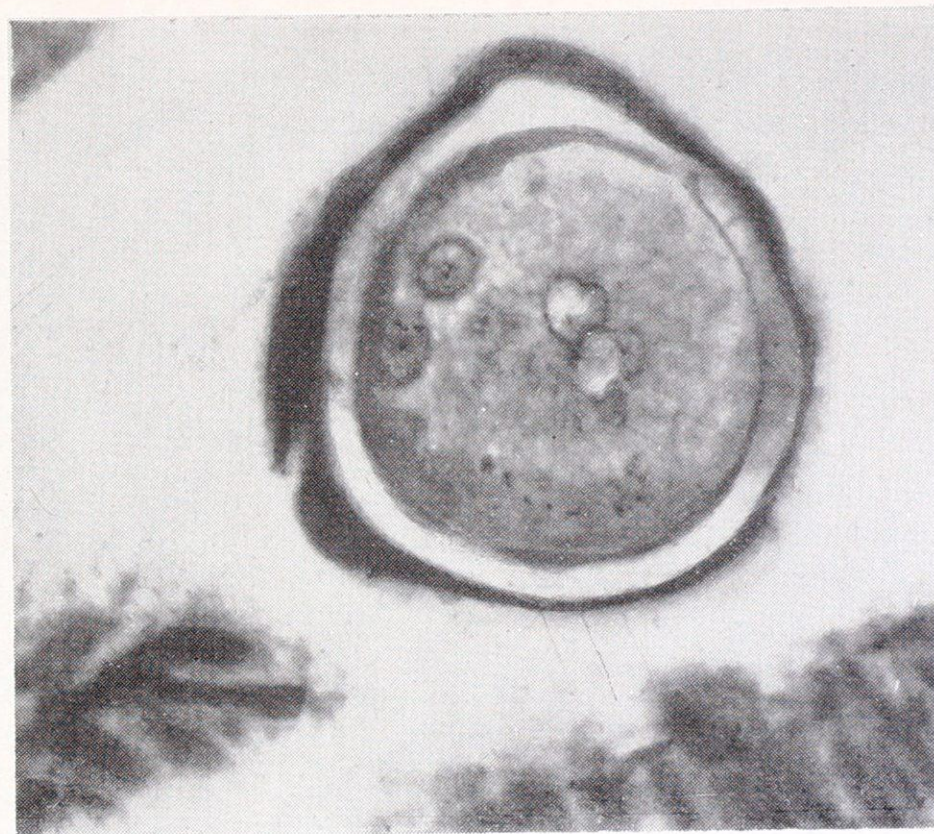


Рис. 27.

Рис. 26, 27, 28, 29. Яйцеклетки кролика, обнаруженные на срезях труб. Оплодотворение — слияние пронуклеусов.

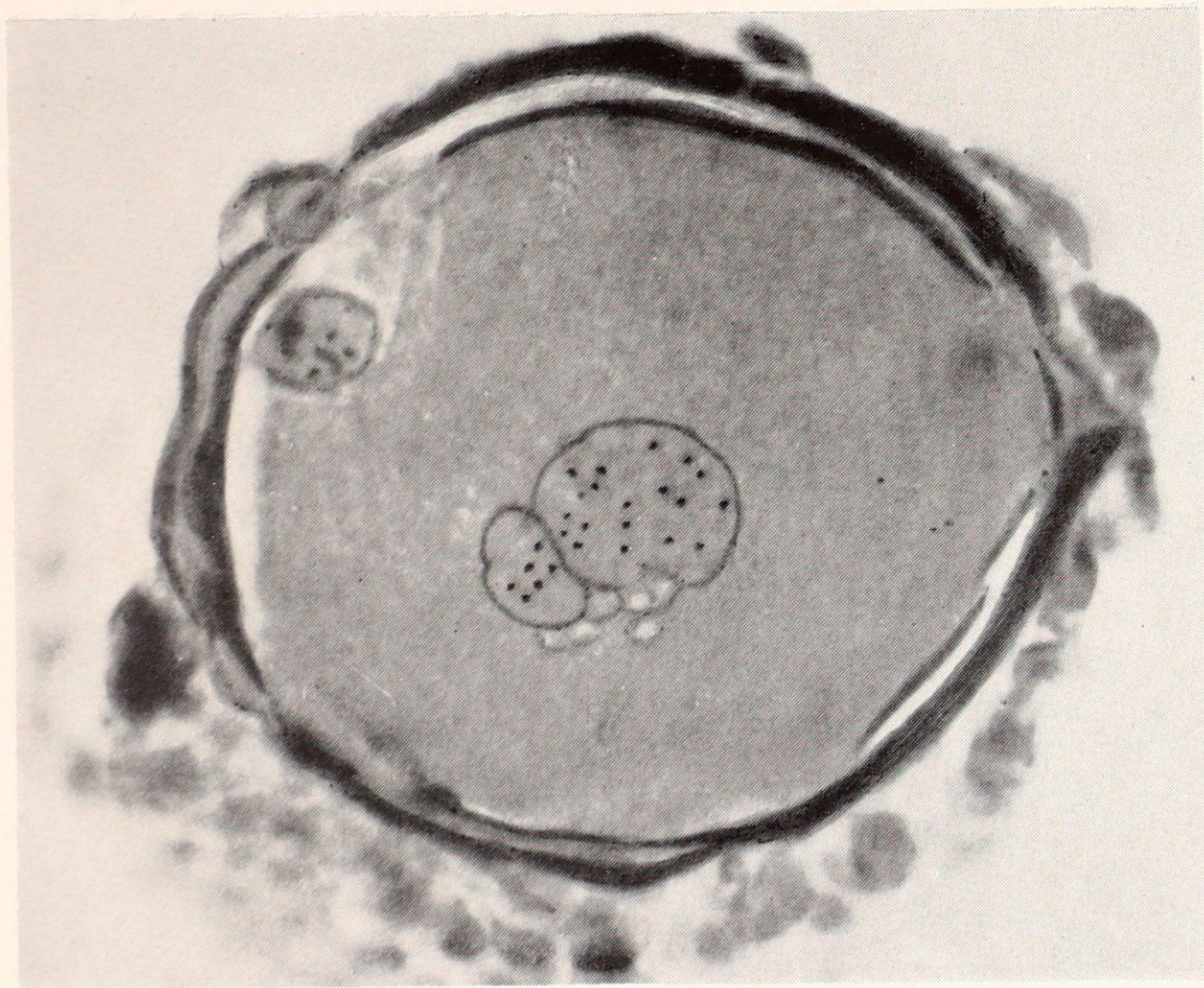


Рис. 28.

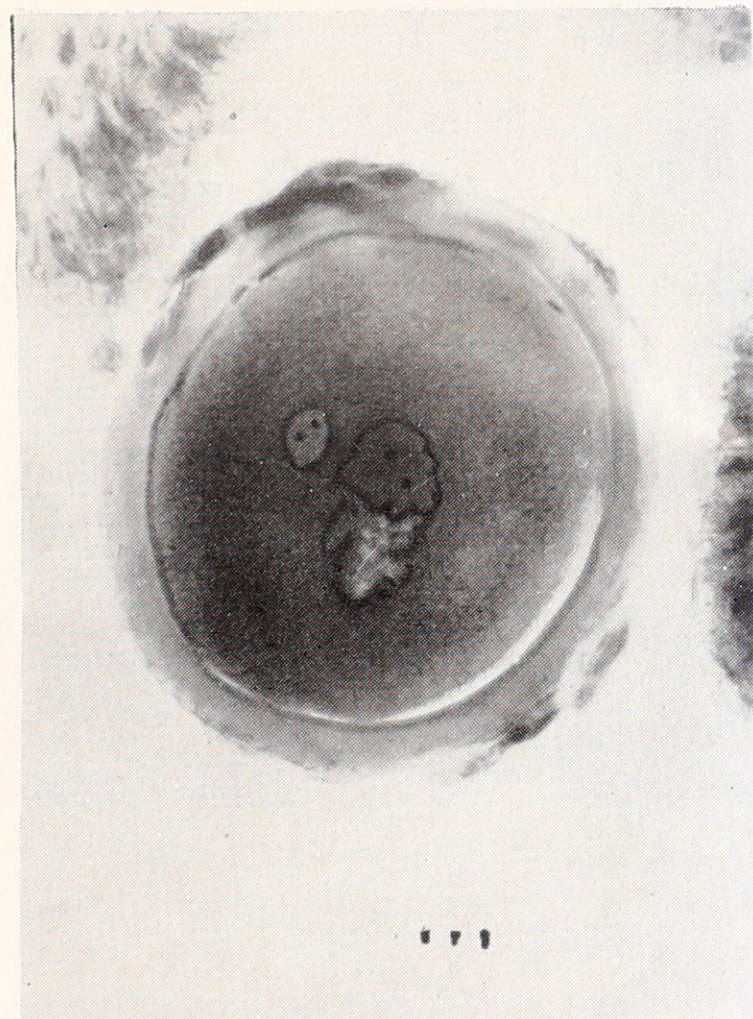


Рис. 29.

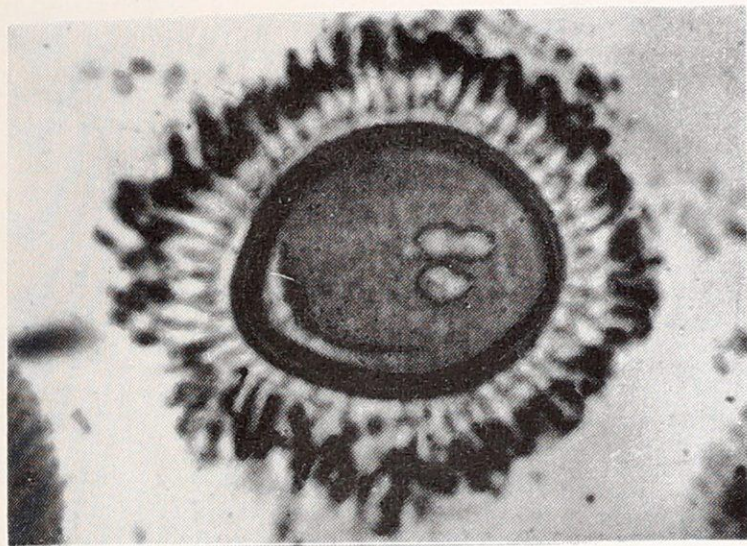


Рис. 30.

Рис. 30, 31. Яйцеклетки кролика. Оплодотворение — момент слияния трех пронуклеусов.

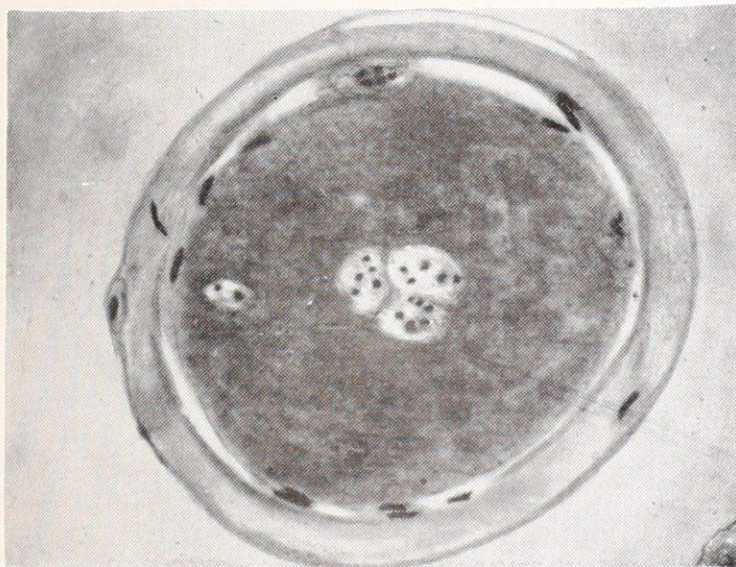


Рис. 31.

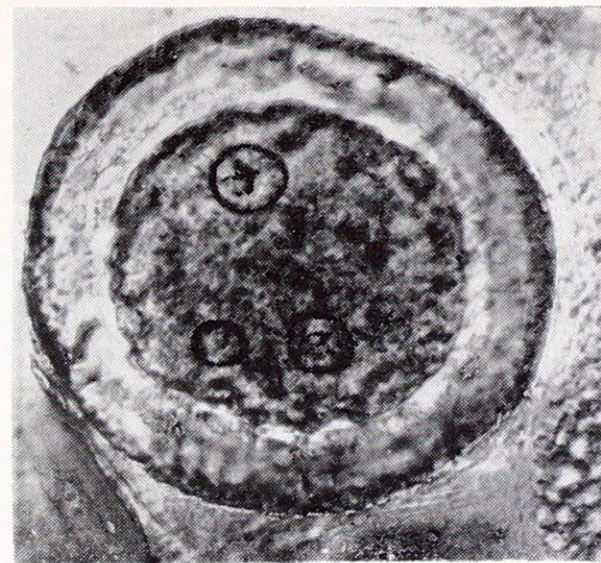


Рис. 32.

Рис. 32, 33. Полиспермное оплодотворение яйцеклеток кролика, содержащих 3 и более пронуклеусов

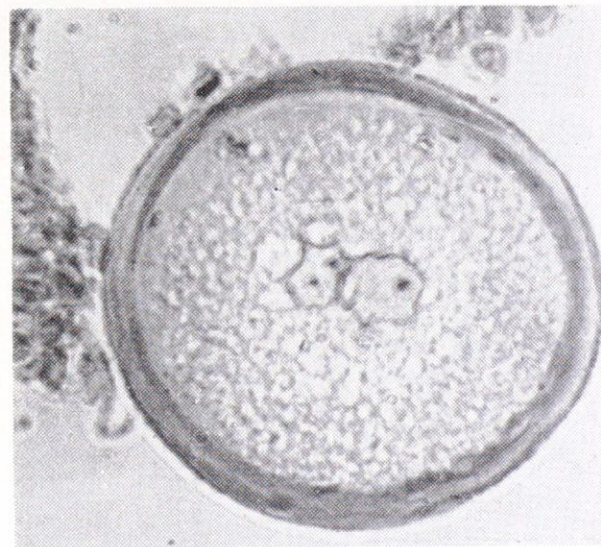
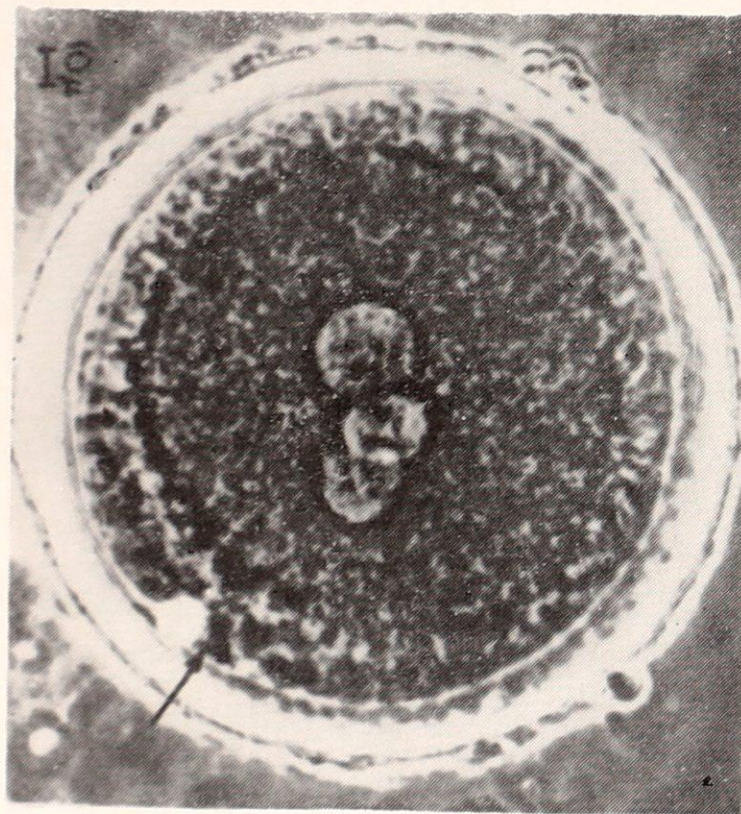
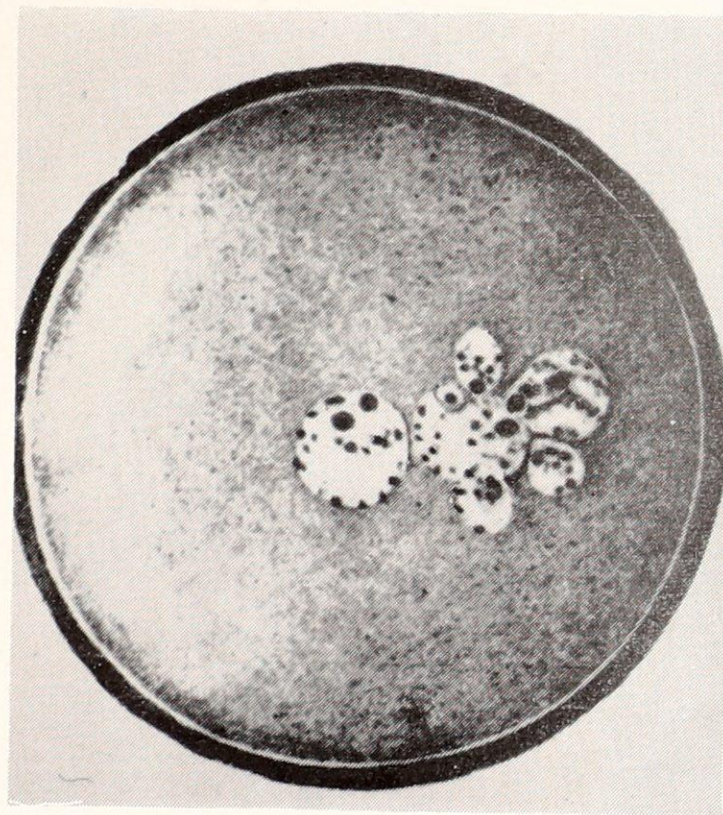


Рис. 33

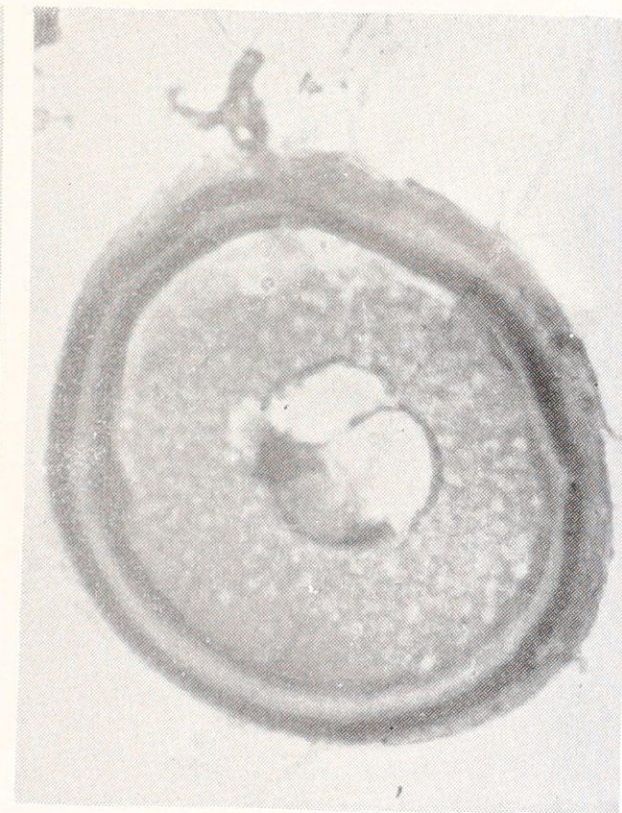
Рис. 34. Полиспермия при оплодотворении яйцеклеток кролика.



А — из Austin, 1960.



Б — по Ямане и В. К. Милованову.



В — по Dalcq.

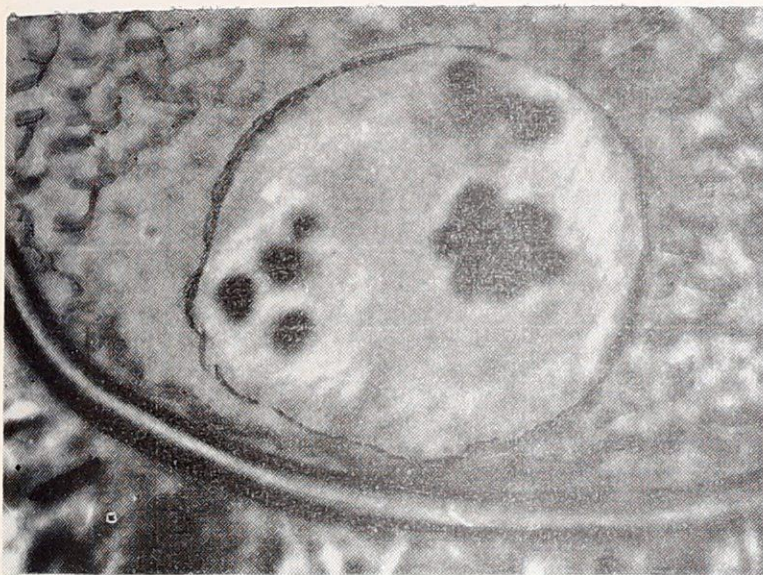


Рис. 35. Поли-
спермное оплодо-
творение яйца
кролика вне орга-
низма (опыт Г. Н.
Петрова).

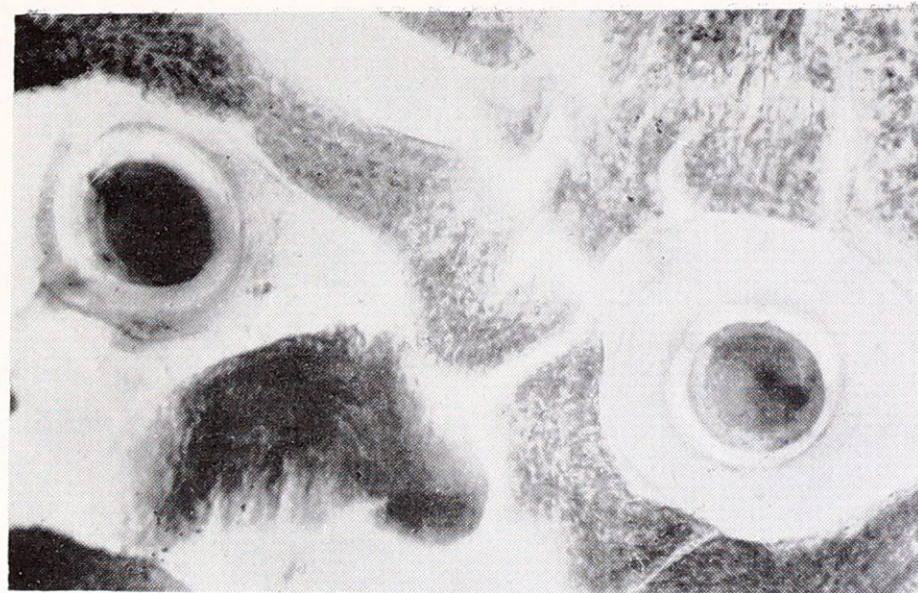
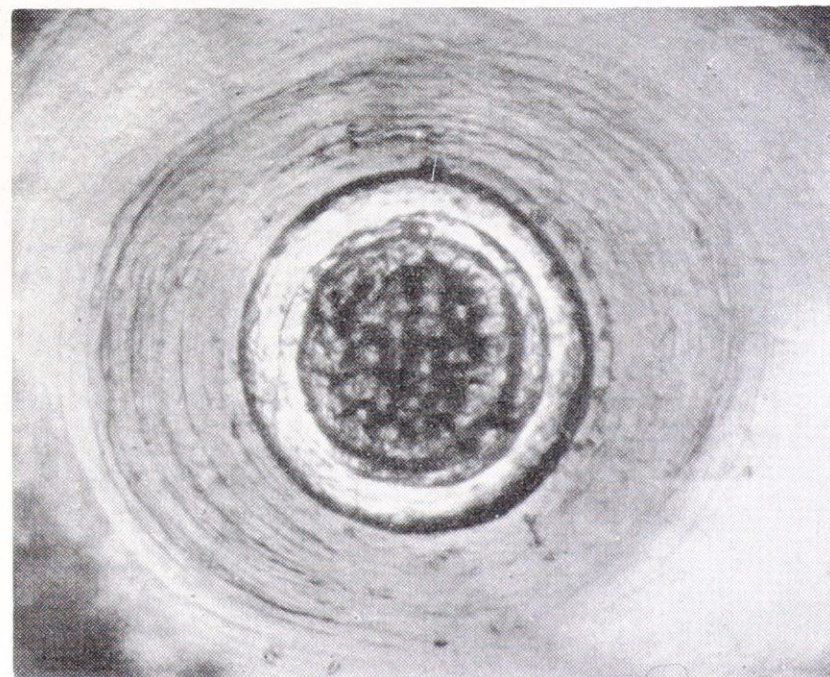


Рис. 36. Яйцеклет-
ки кролика в тру-
бах покрываются
плотно окутыва-
ющей их белковой
оболочкой.



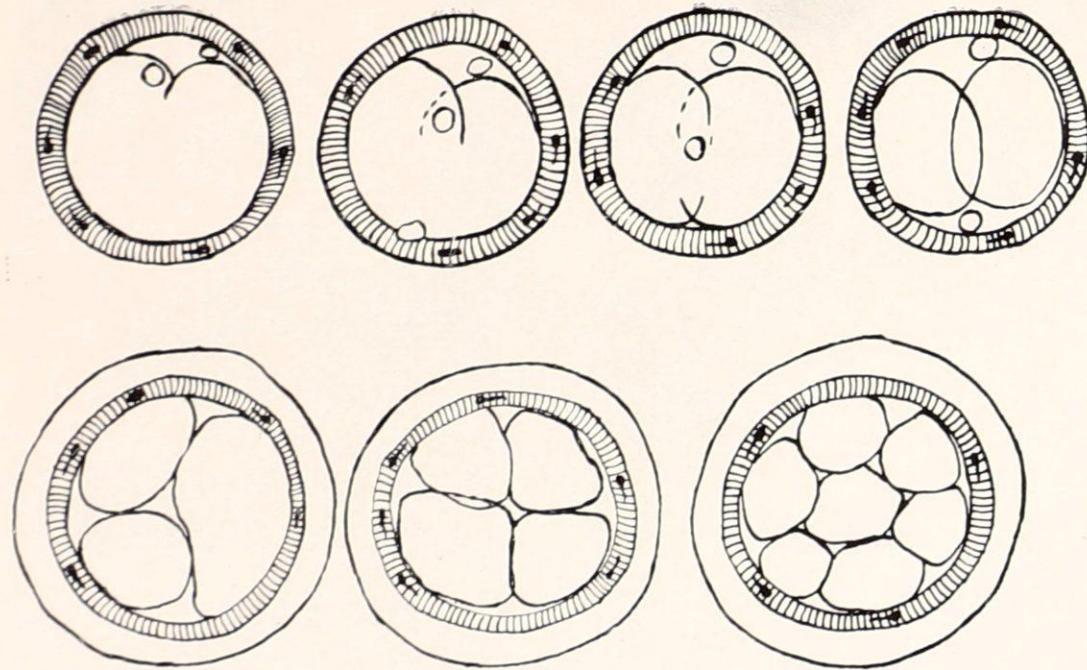


Рис. 37. Схема дробления яйцеклеток кролика, составленная О. В. Красовской на основании прижизненных наблюдений. Дробление начинается через 16 часов 45 минут после введения сперматозоидов в среду, где находится яйцо. На анимальном полюсе появляется впадина, которая углубляется. Это первая борозда дробления. Дробление яйца на 2 бластомера происходит в течение 45 минут. У кролика стадия 4 бластомеров наблюдается через 28 — 31 час после спаривания; 6 бластомеров — через 36 часов; 8 бластомеров — через 40 часов после спаривания.

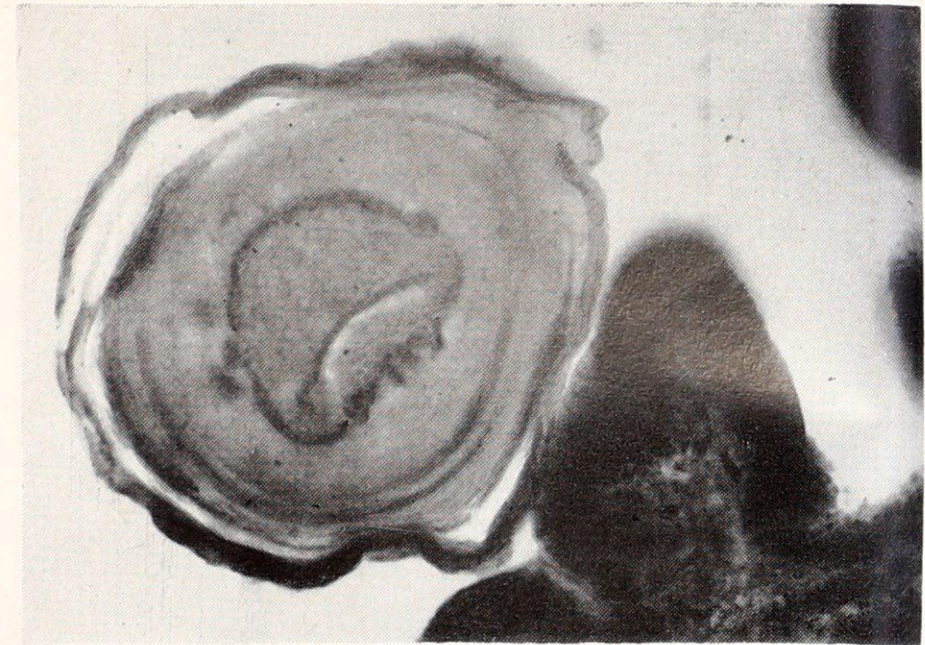


Рис. 38. Кролик. Погибшее яйцо, обнаруженное в просвете рога матки. Отмирающие яйцеклетки в яйцеводах по пути в матку тоже покрываются слоистой белковой оболочкой.

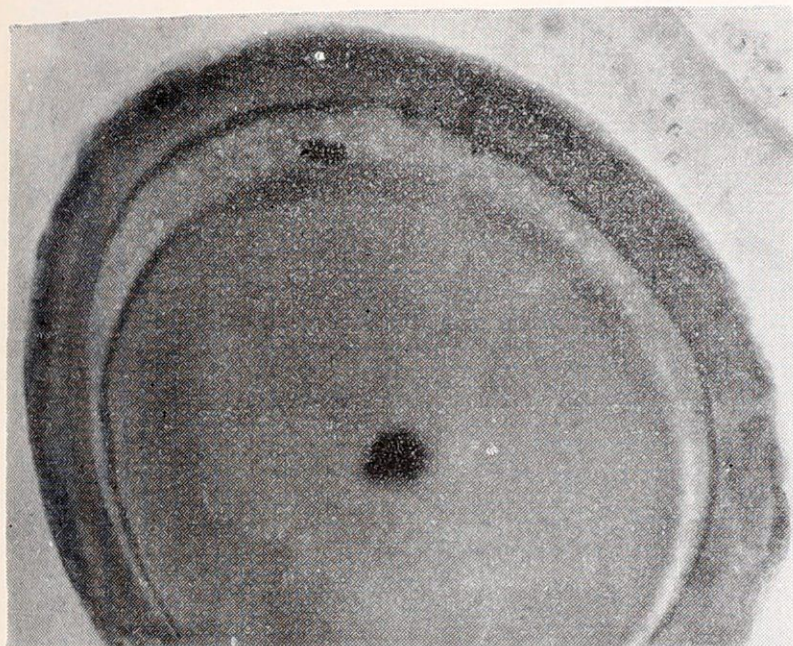


Рис. 39. Кролик. Оплодотворение яйцеклетки в маточной трубе (зигота).

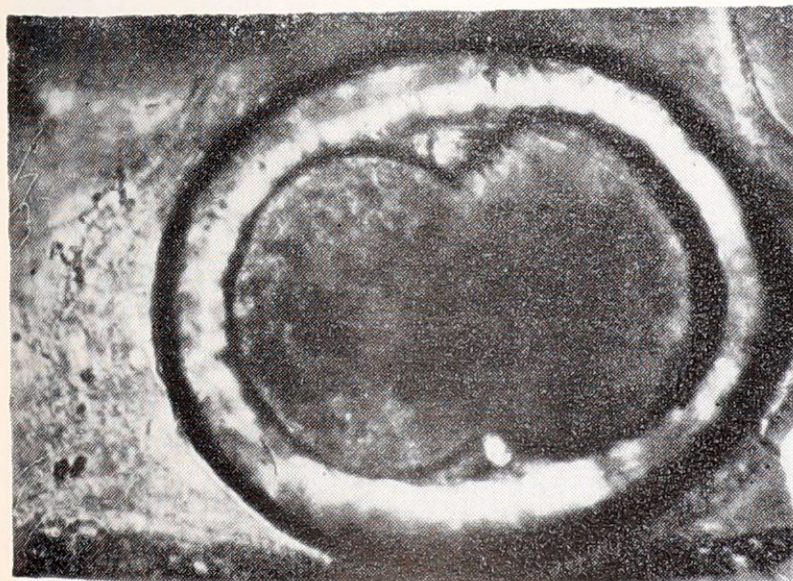


Рис. 40.

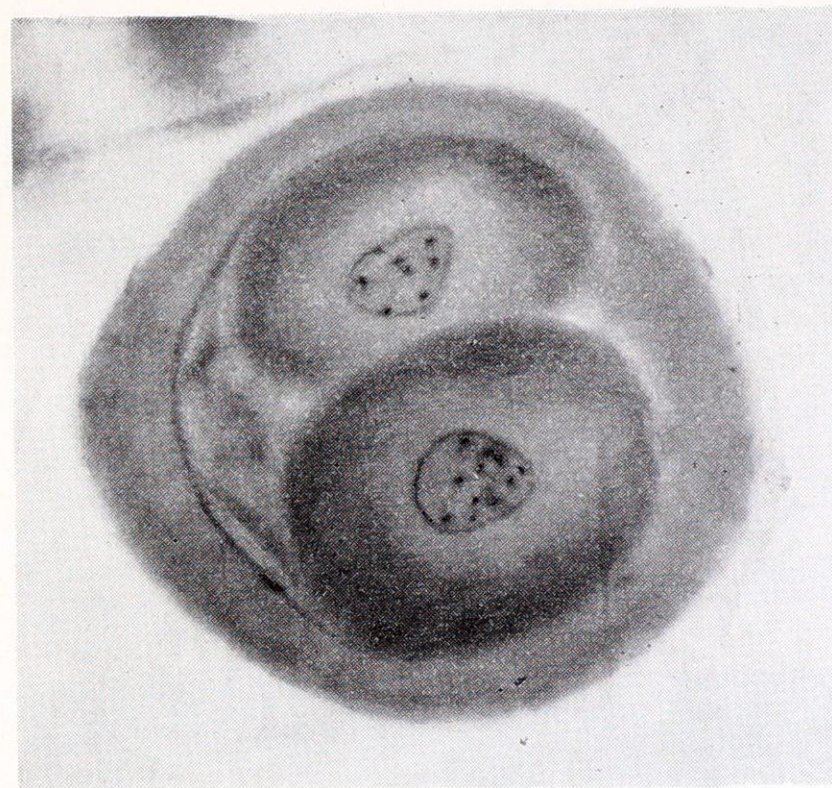


Рис. 41.

Рис. 40—41. Кролик. Дробление. Стадия 2 бластомеров.

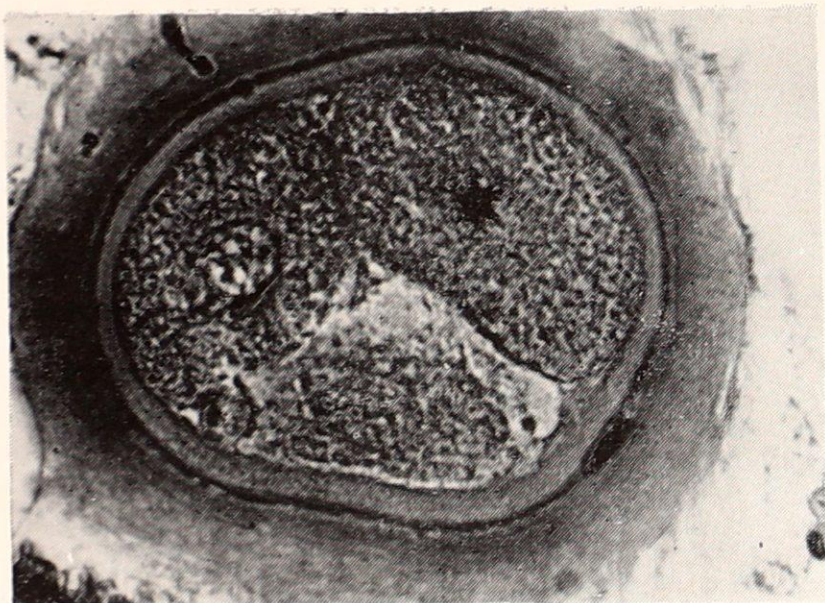


Рис. 42. Дробление. Стадия 3 бластомеров происходит асинхронно. Ядро одного из бластомеров делится раньше (метафаза).

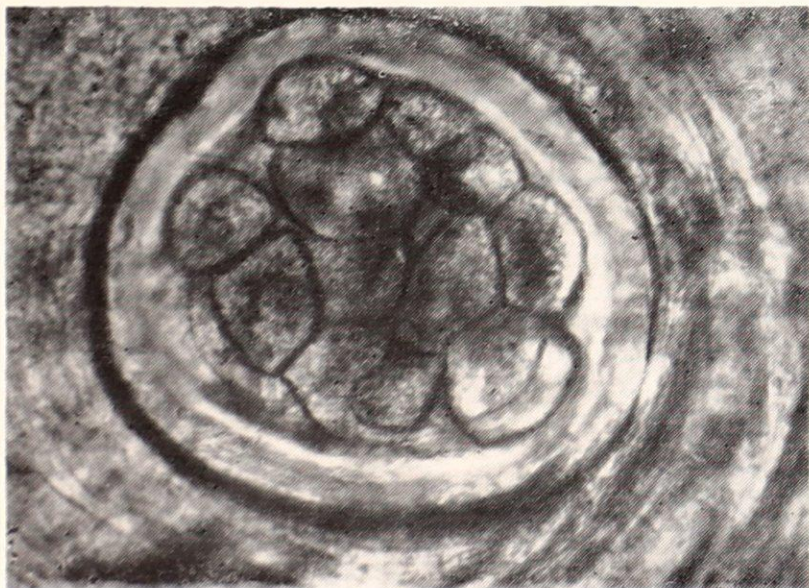


Рис. 43.

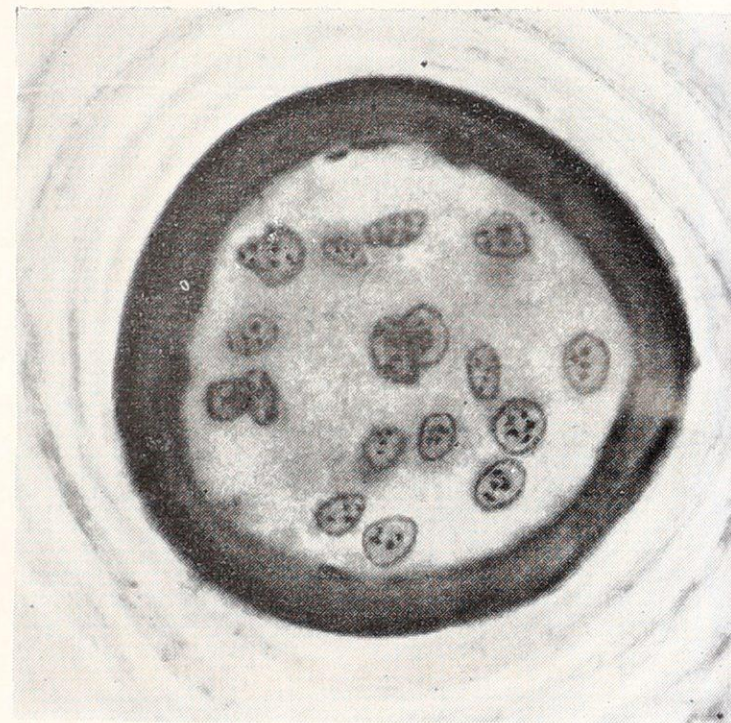
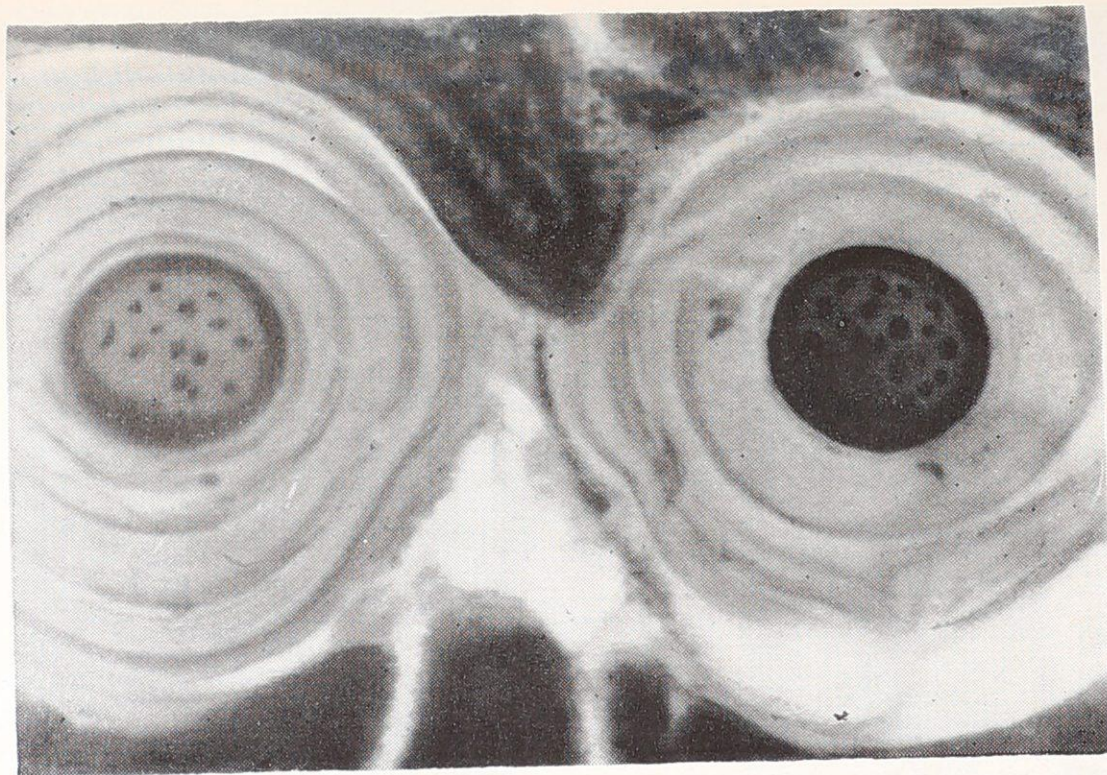
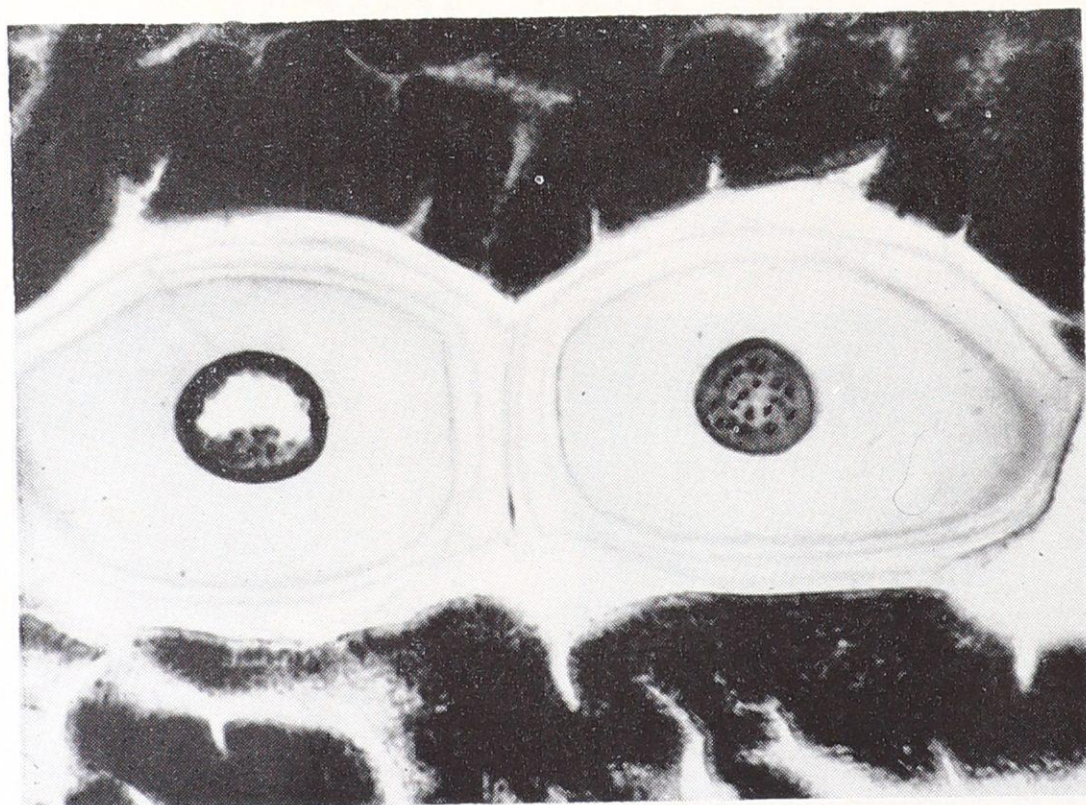


Рис. 44.

Рис. 43—44. Кролик. Дробление. Зигота — через 49 часов после спаривания.



А



Б

Рис. 45. Яйца в трубе кролика на стадии морулы (А) и на ранней стадии бластулы (Б). Каждое яйцо окружено массивной белковой оболочкой.

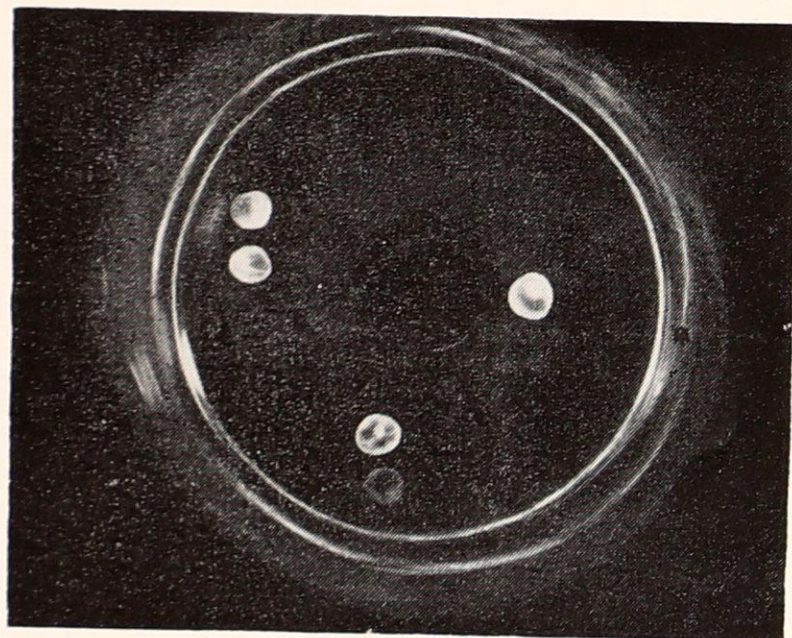


Рис. 46. Бластодермические пузырьки кролика в возрасте 7 суток, вымытые из рога матки.

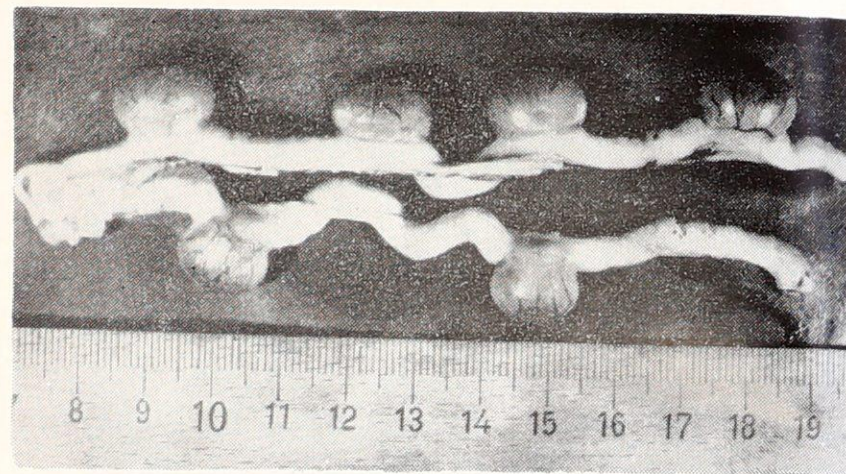


Рис. 48. Матка кролика. Беременность 8,5 суток.

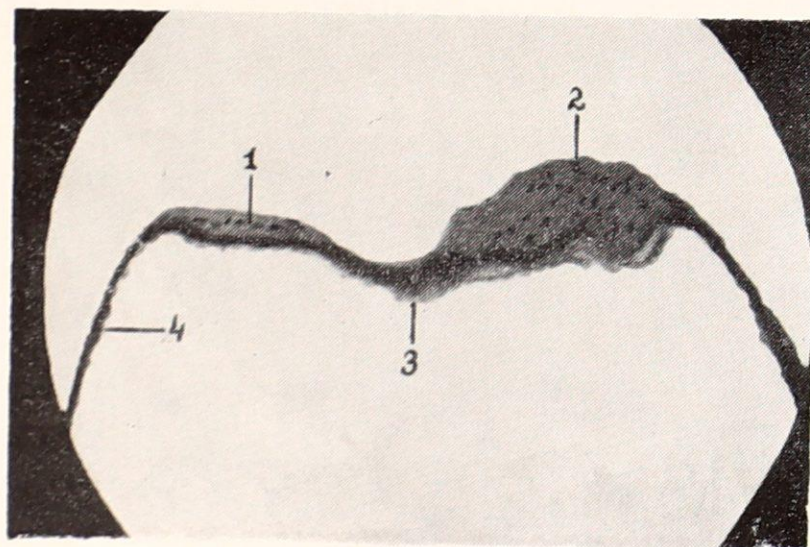


Рис. 47. Поперечный срез зародышевого щитка кролика в возрасте 7 суток (1 — эктодерма, 2 — первичная полоска, 3 — энтодерма, 4 — стенка бластодермического пузырька).

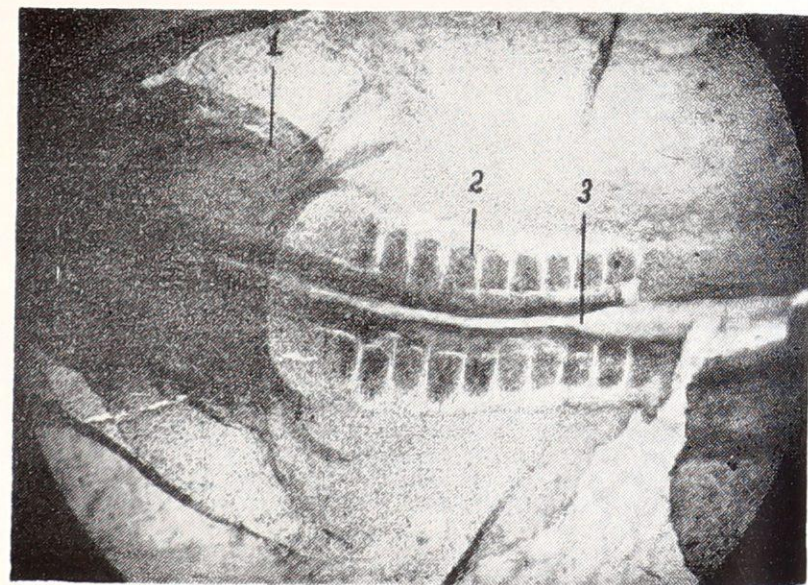


Рис. 49. Зародыш кролика в возрасте 8,5 суток. Тотальный препарат: 1—головной конец зародыша, 2 — сомиты, 3—хвостовой конец зародыша.

Морская свинка

А. И. Хаджиолов и Ц. Такева (1967 — 1968) опубликовали исследования по морфологии и гистохимии яйцеклеток морской свинки. Оплодотворение и развитие ранних зародышей морской свинки представлено в обзорной работе Z. de. Geeter (1954), исследовавшего также кролика. Ниже из этой работы воспроизведены некоторые рисунки (50 — 54), иллюстрирующие оплодотворение, дробление и blastogenesis у морской свинки. Приводим также схему имплантации по F. Spee (Г. Г. Щеголев, 1926).

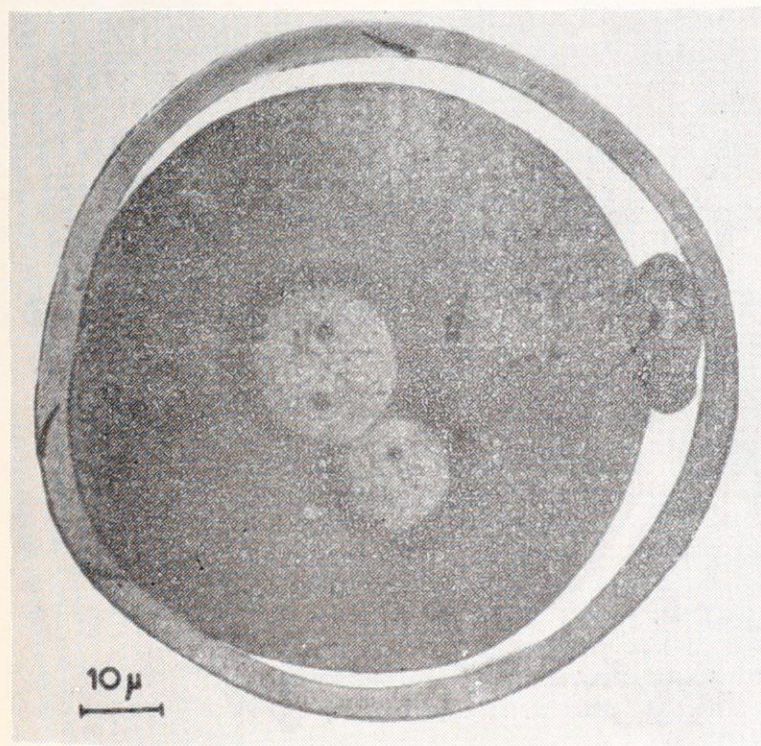


Рис. 50. Морская свинка. Оплодотворение. Слияние пронуклеусов, 25 часов после копуляции.

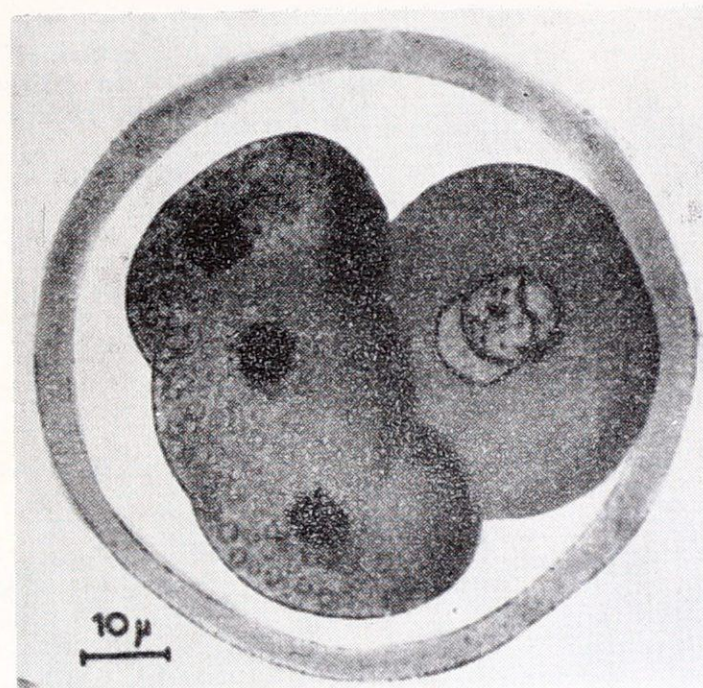


Рис. 51. Морская свинка. Яйцо на стадии 4 бластомеров через 40 часов после копуляции.

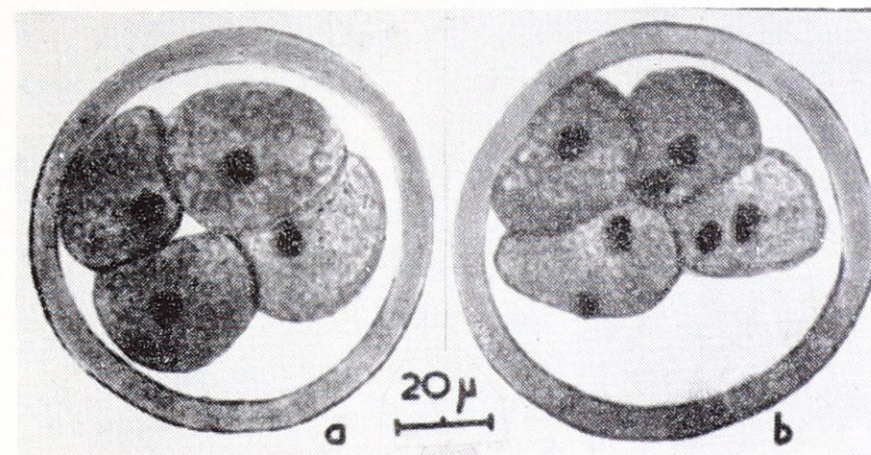


Рис. 52. Морская свинка. Два среза одного яйца (а, в) на стадии 8 бластомеров через 72 часа после копуляции.

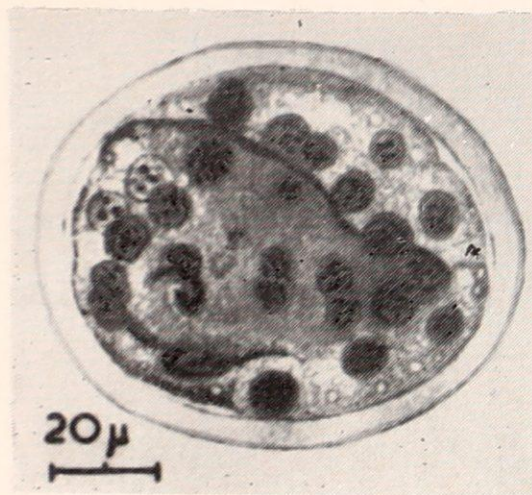


Рис. 53. Морская свинка. Морула через 130 часов после копуляции.

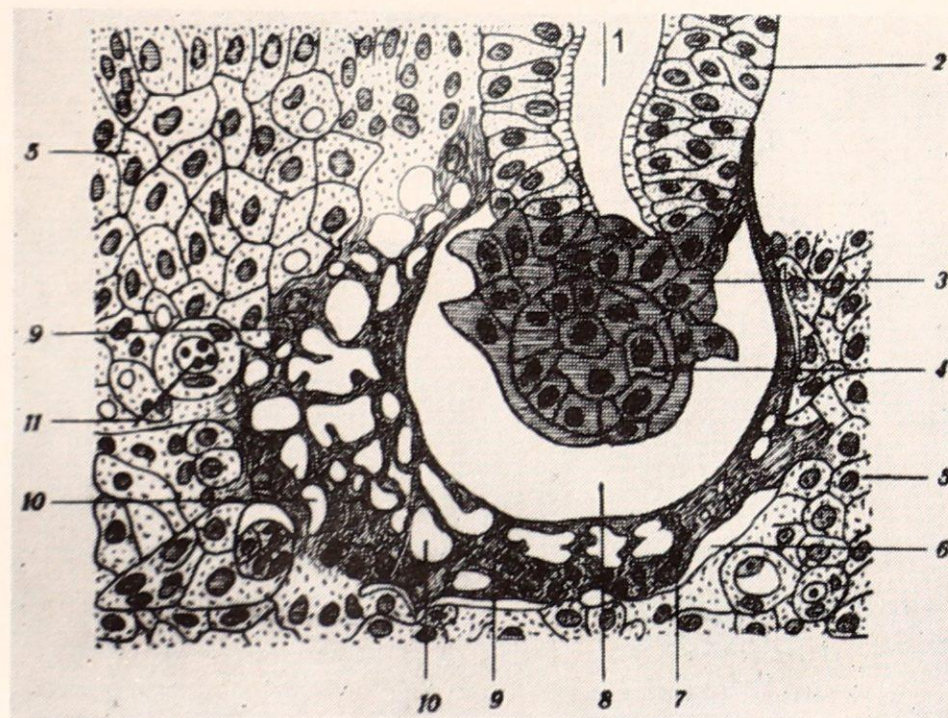


Рис. 54. Морская свинка. Блостоциста через 138 часов после копуляции (а, в, с) и через 156 часов — без оболочки.

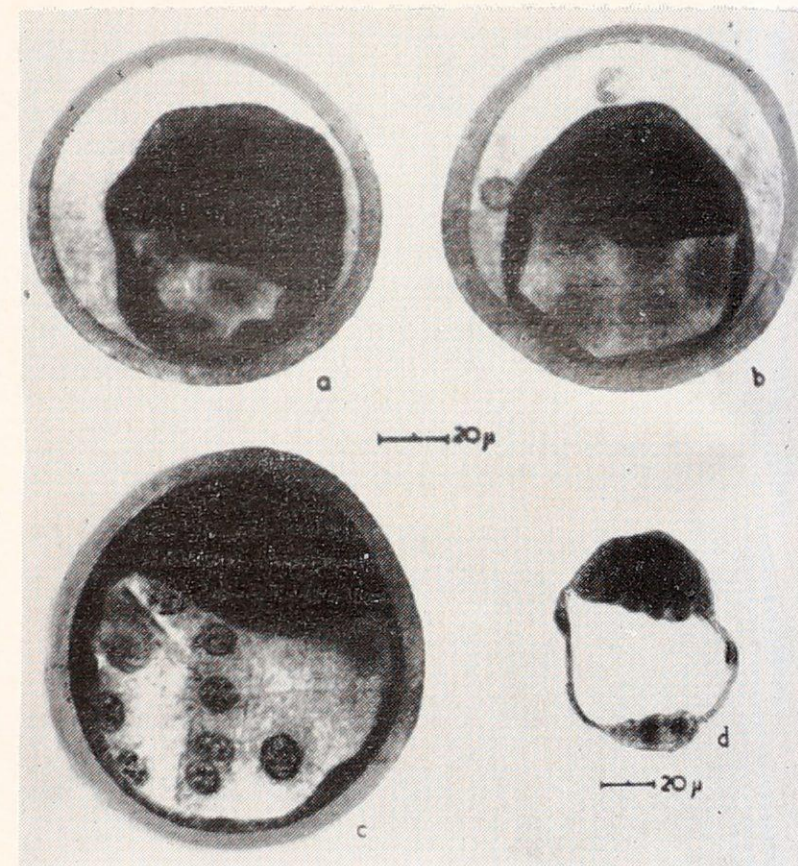


Рис. 55. Морская свинка. Разрез через стенку матки на месте имплантации бластоцисты: 1 — полость матки, 2 — маточный эпителий, 3 — трофобласт, 4 — эмбриональные клетки, 5 — клетки слизистой оболочки матки, 6 — граница слившихся в общую протоплазматическую массу клеток, 7 — ядра в общей протоплазматической массе, 8 — эмбриотроф, 9 — плазма, образовавшаяся путем слияния клеток слизистой оболочки, 10 — вакуоли в плазме, наполненные эмбриотрофом, 11 — просвет капилляра (по F. Spee из Г. Г. Щеголева, 1926).

Мышь, крыса, хомяк

Данные о раннем развитии этих лабораторных животных представлены многочисленными работами. Оогенез и гистохимические изменения в период раннего развития зародышей нашли обобщение в книге Е. А. Пожидаева (1967). Оригинальные исследования о развитии и имплантации крысы принадлежит Daleq, П. Г. Светлову и Г. Ф. Корсаковой (1955), А. В. Донукиной и И. С. Большаевой (1954) — об оплодотворении (в частности, о полиспермии) у белой мыши. Особый интерес представляют данные о развитии мыши-полевки (Austin, 1957) и золотистого хомяка (W. Hamilton, 1956).

Из указанных работ воспроизведены некоторые иллюстрации.

Мышь-полевка (по данным С. R. Austin, 1957)

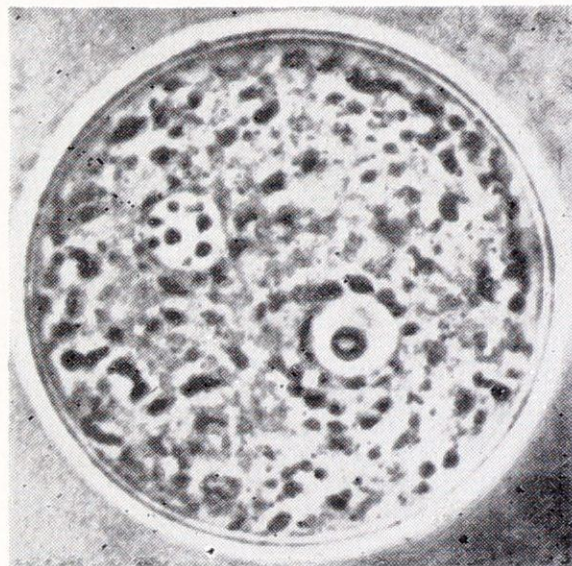


Рис. 56. Живая яйцеклетка, помещенная между двумя стеклами. Оплодотворение на стадии сближения пронуклеусов. Фазовоконтрастный микроскоп. Ув. $\times 400$.

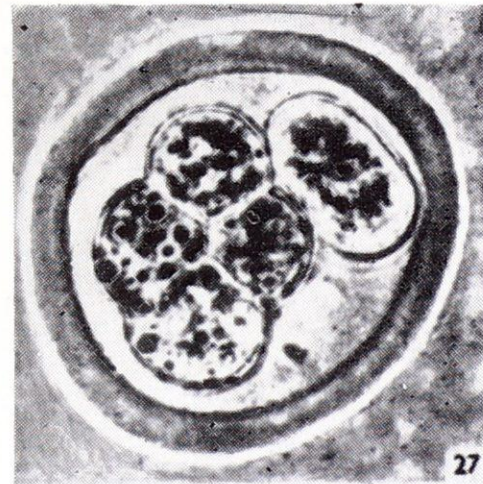
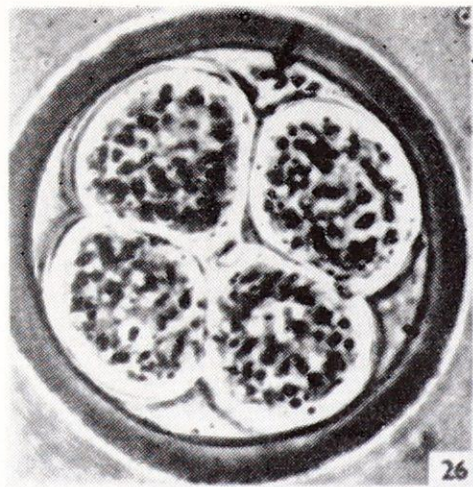
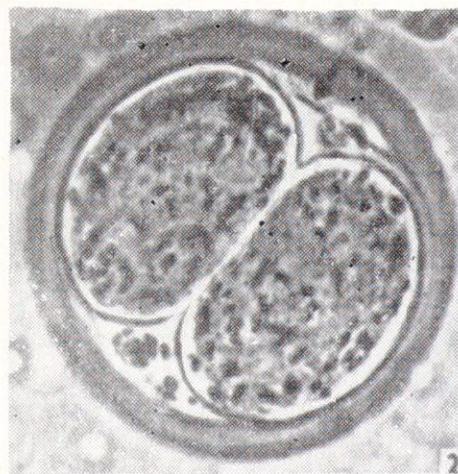


Рис. 57—59. Зародыши на стадиях 2, 4, 5 бластомеров, извлеченные из фаллопиевых труб. Ув. $\times 400$.

Золотистый хомяк

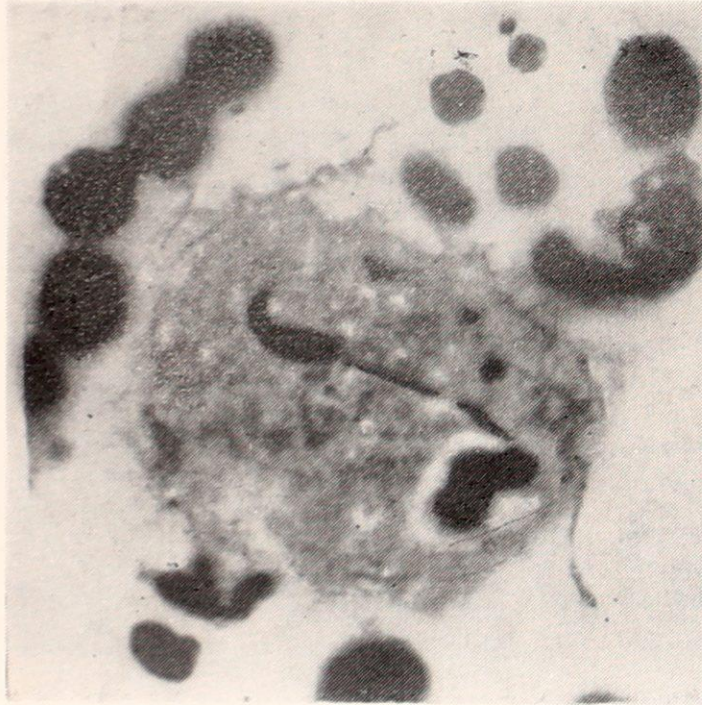


Рис. 60. Микрофотография среза трубного яйца через 4 часа после копуляции. В цитоплазме видны головка и хвост сперматозоида. Ув. $\times 1400$.

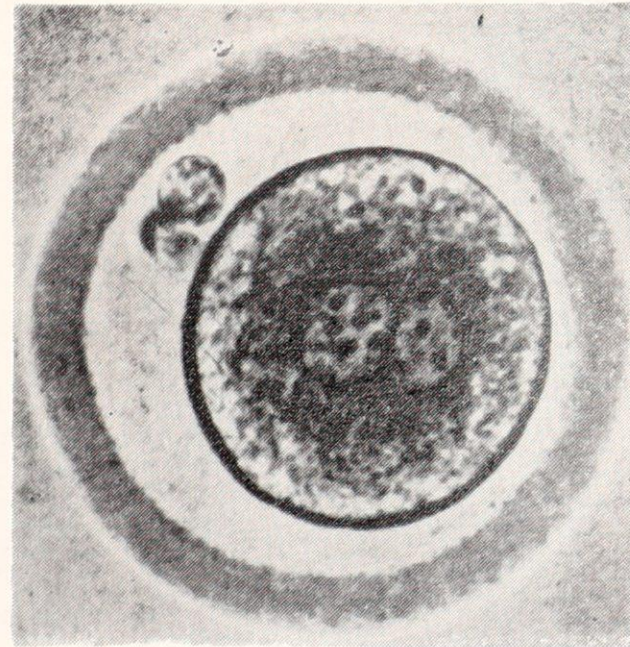


Рис. 61. Микрофотография живого яйца через 22 часа после копуляции, в котором видны 2 пронуклеуса. Ув. $\times 480$.



Рис. 62. Срез яйца с центральным расположением пронуклеусов через 23 часа 15 минут после копуляции. Ув. $\times 640$.

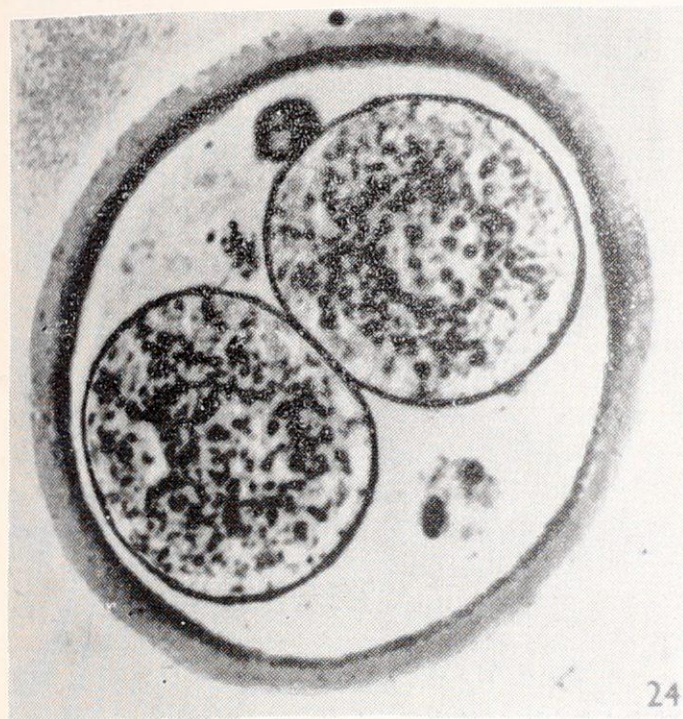


Рис. 63.

Рис. 63—64. Фотографии живых яиц на стадии 2 бластомеров через 40 часов после копуляции и 8 бластомеров через 62 часа после копуляции. Ув. $\times 480$.

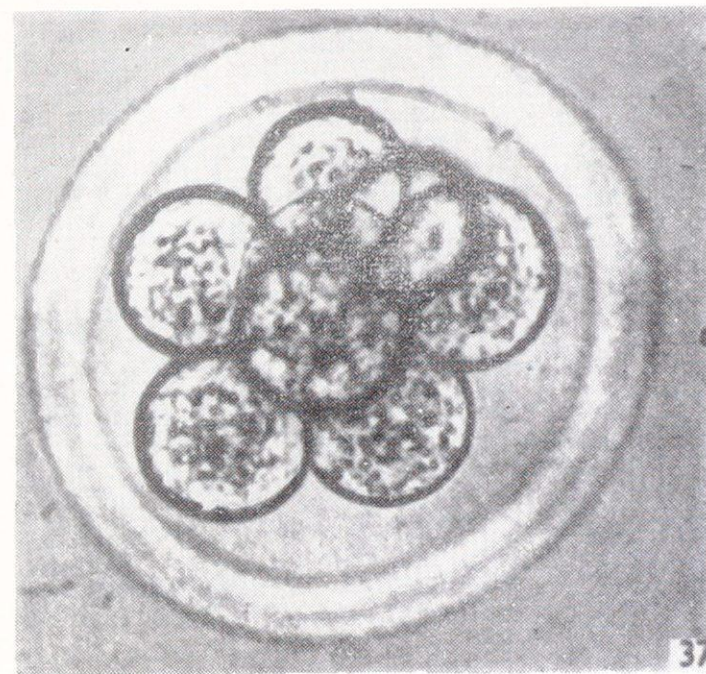


Рис. 64.

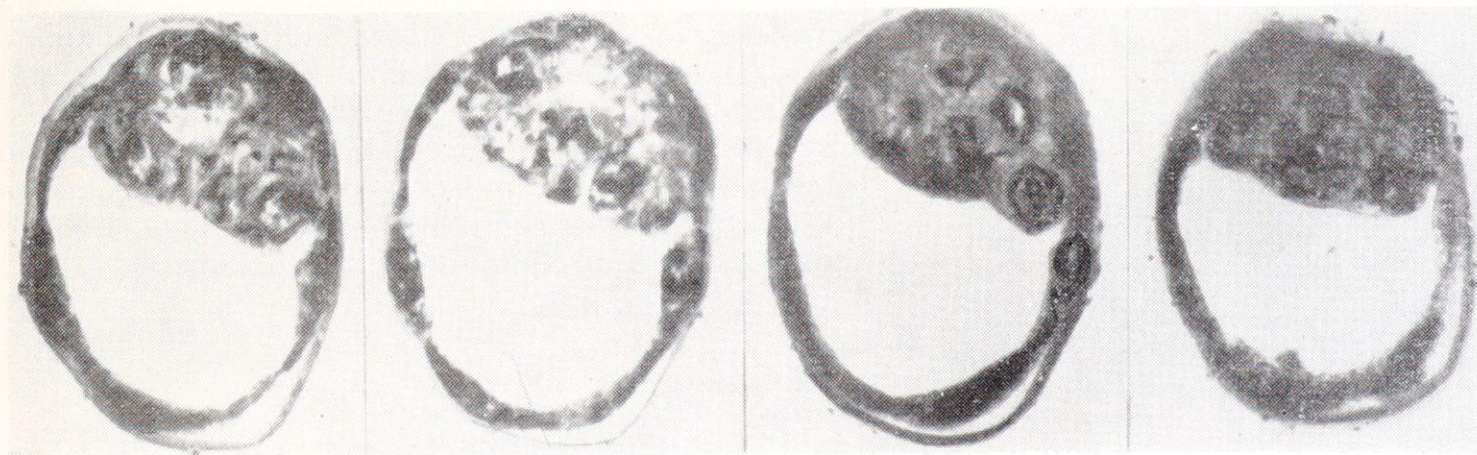


Рис. 65. Срез
бластоцисты
через 88 часов
после копуля-
ции. Ув. $\times 640$.

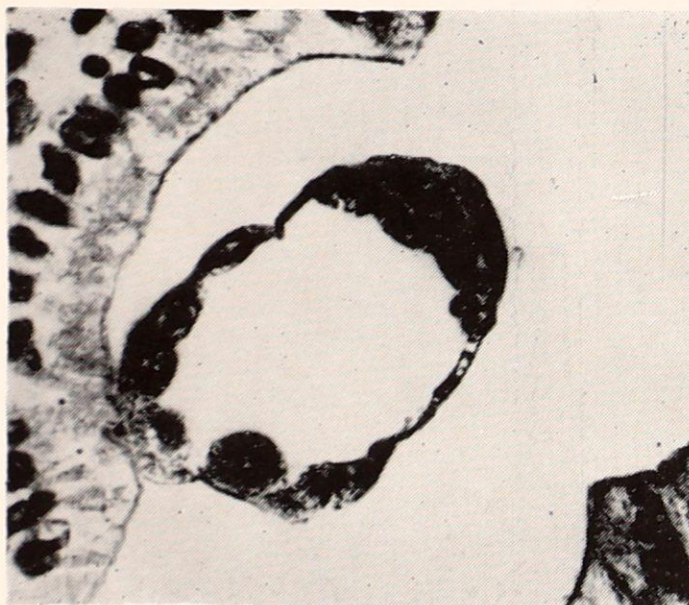


Рис. 66. Срез бластоцисты через 100 часов после копуляции.

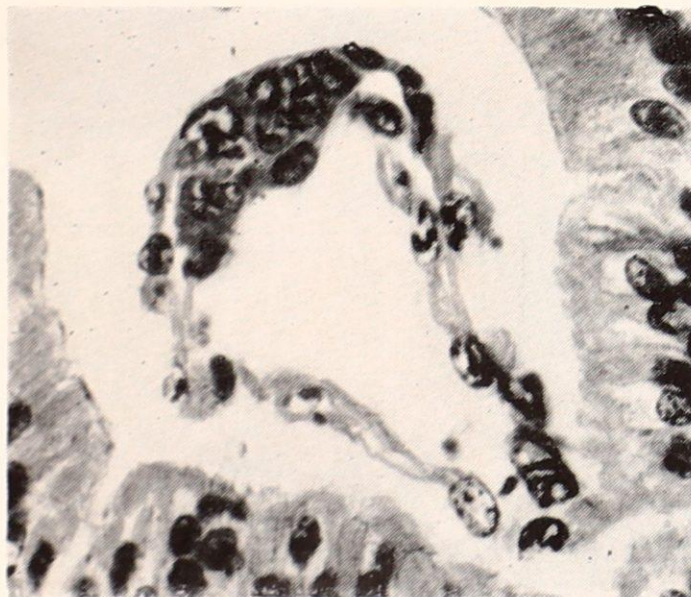


Рис. 67. Срез бластоцисты в матке через 109 часов после копуляции. Трофобласт внедряется между эпителиальными клетками. Ув. $\times 640$.

Собака и кошка

Представители домашних животных (хищных)—собака и кошка—объекты многочисленных исследований по эмбриологии. Половой цикл собаки изучен Evans и Cole (1931), а кошки—R. Bourd (1935) и C. Austin (1961). Следует отметить, что К. Бэр в 1827 г. впервые обнаружил у собаки и описал яйцо млекопитающего. Однако в связи с особенностями полового цикла—длительно протекающей течки—точное определение момента овуляции у собаки затруднено. В связи с этим сложно получение датированных эмбрионов.

Ниже приводятся иллюстрации из весьма точного старинного исследования Bischoff (1845), демонстрирующие процесс дробления у собаки. На стадии морулы зародыш поступает в матку. Как показали наши исследования, в период морулы и ранней бластулы у зародыша собаки еще очень хорошо сохранена *zona pellucida*, в которой видны многочисленные внедрившиеся сперматозоиды. Они обнаружены также между бластомерами.

Данные о раннем развитии кошки представлены Austin. У кошки, так же как и у собаки, оплодотворенное и дробящееся яйцо имеет хорошо сохранившуюся оболочку. Как у собаки, так и у кошки при оплодотворении в яйцо проникают сверхчисленные сперматозоиды, обнаруживающиеся в период дробления между бластомерами.

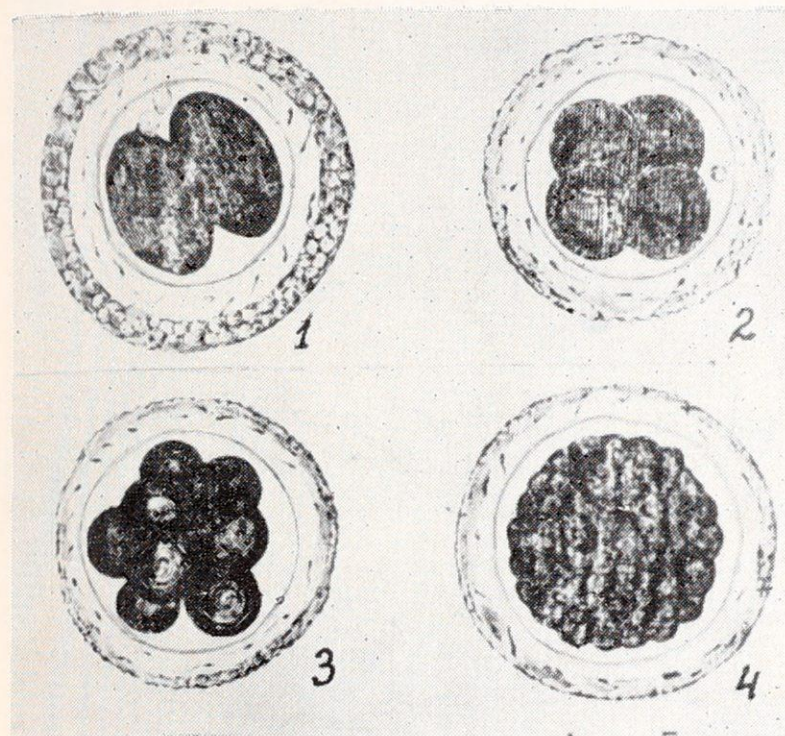


Рис. 68. Яйца собаки из яйцевода, ограниченные *zona pellucida*, к которой на всех яйцах пристали семенные нити (по Бишофу). 1 — яйцо с двумя сегментационными шарами и двумя светлыми тельцами около них; *zona* представляется еще окруженной клетками *membranae granulosaе*; 2 — яйцо с 4-мя сегментационными шарами и с одним светлым тельцем; 3 — яйцо с 8-ю шарами; 4 — яйцо с многочисленными мелкими шарами.

Рис. 69. Два зародыша собаки на стадии морулы. Хорошо сохраняется оболочка яйцеклеток. В слизистой оболочке рога матки обозначается место имплантация. (Рис. 69 в и 69 г см. на стр. 44)

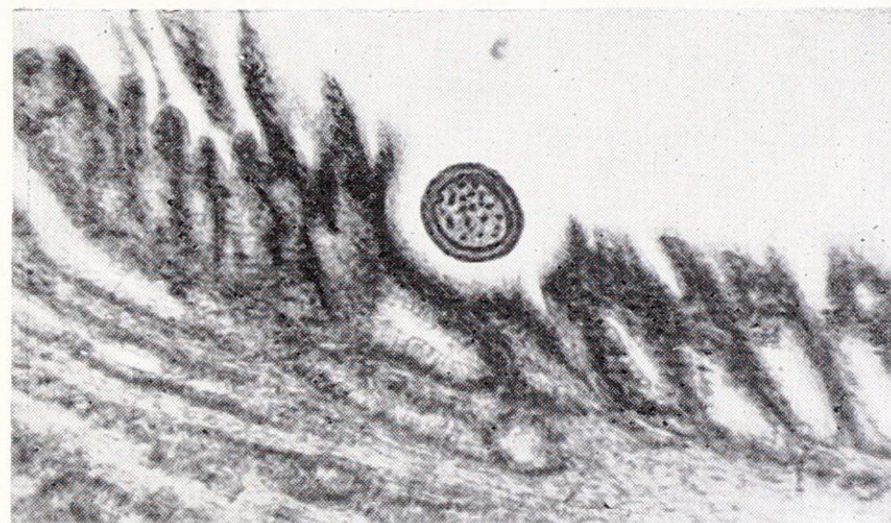


Рис. 69 а.

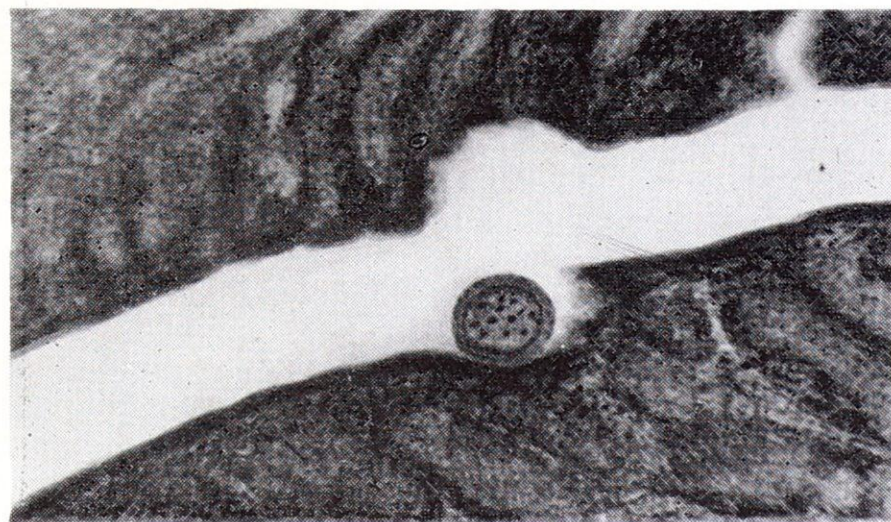


Рис. 69 б.

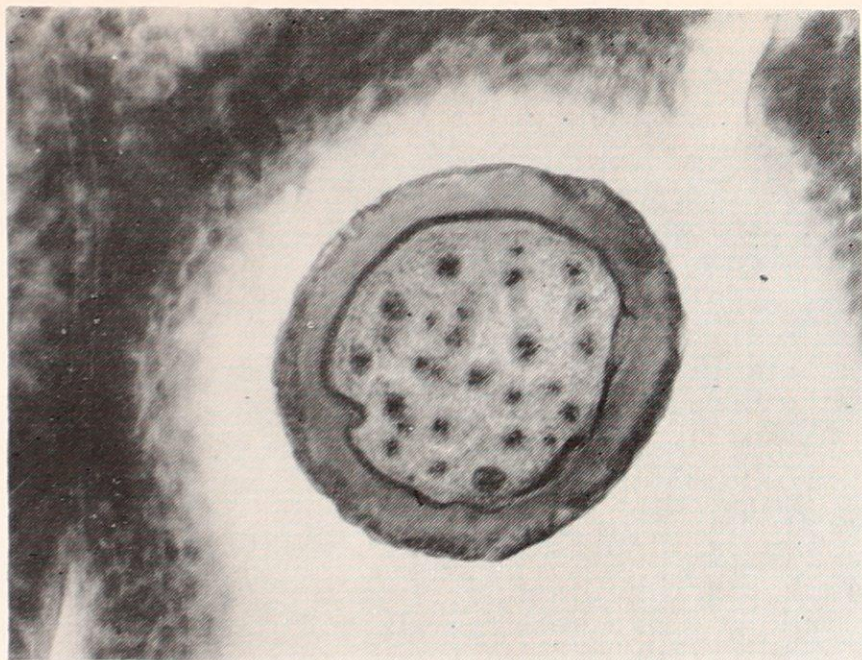


Рис. 69 в

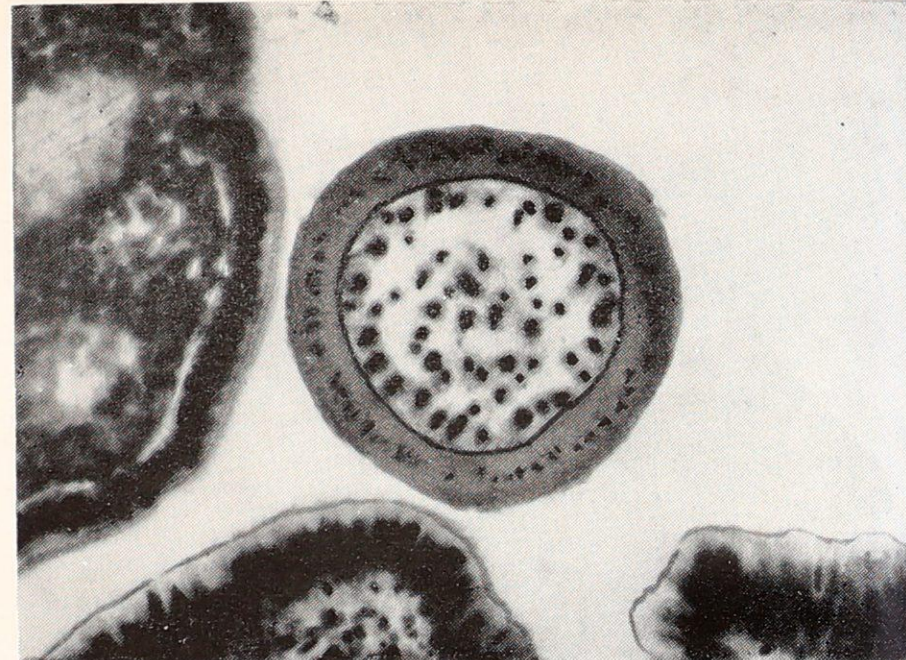


Рис. 70 а.

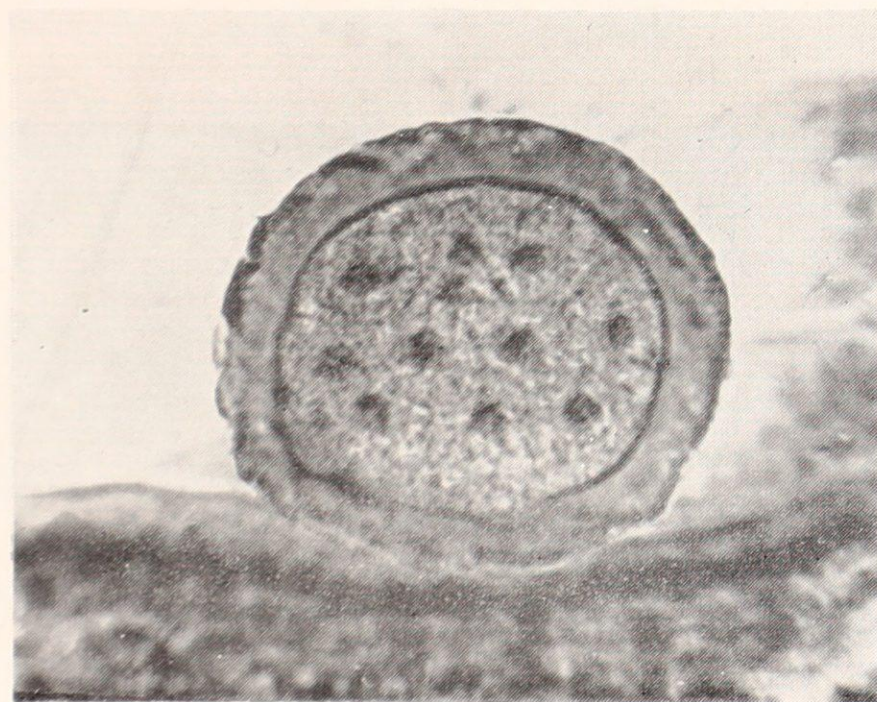


Рис. 69 г.

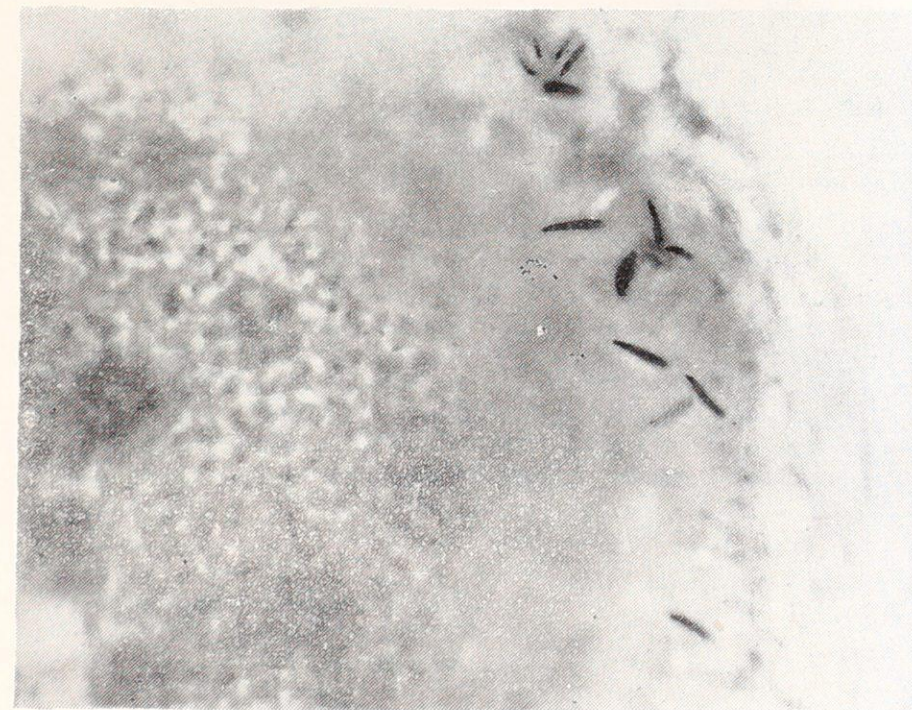


Рис. 70 б.

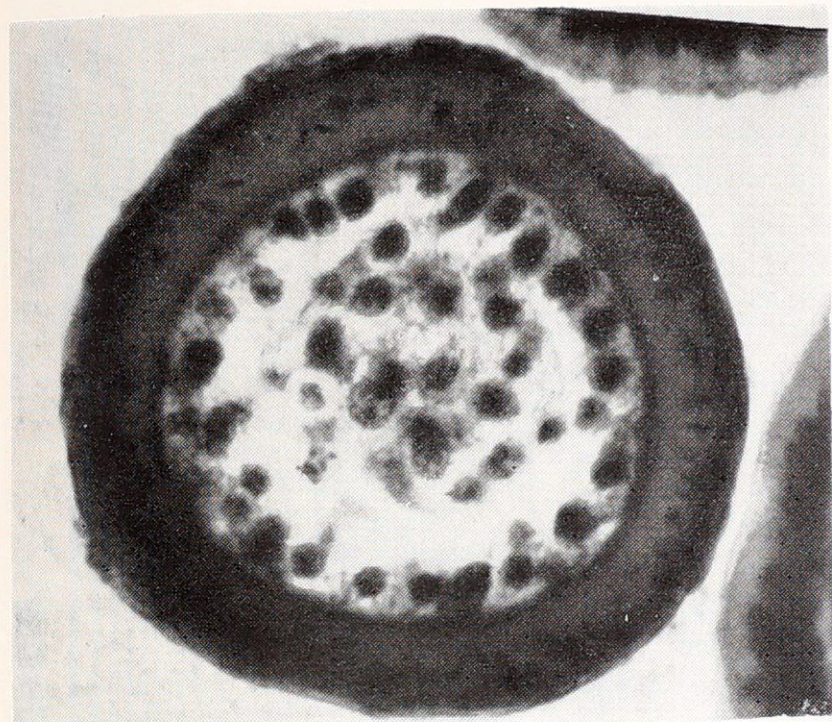


Рис. 70 в.

Рис. 71 а.

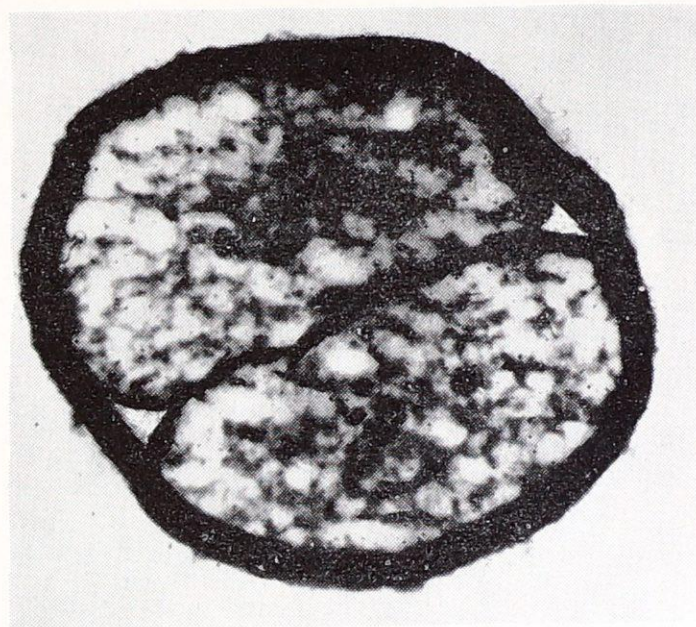


Рис. 70. Ранняя бластоциста собаки в роге матки. Образуется полость пузырька. Оболочка сохранена, в ней много спермиев. Спермии обнаруживаются между blastomeres.

Рис. 71 б.

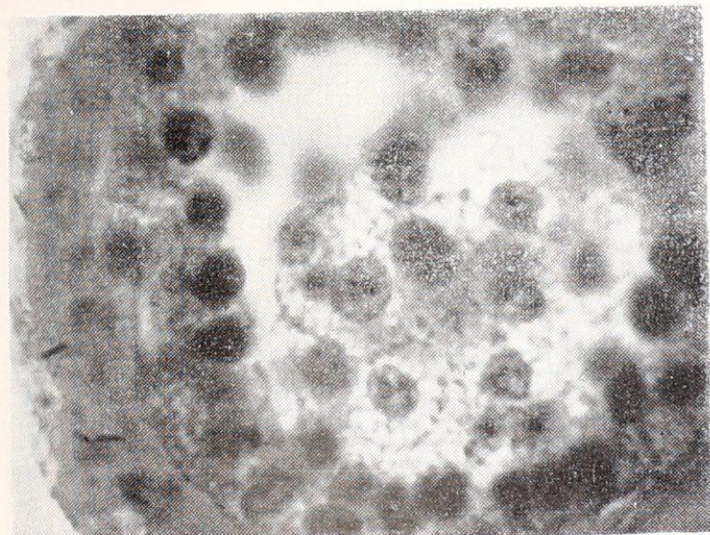


Рис. 70 г.



Рис. 71 а, б. Дробление зиготы кошки. Стадии 2 и 4 blastomeres.

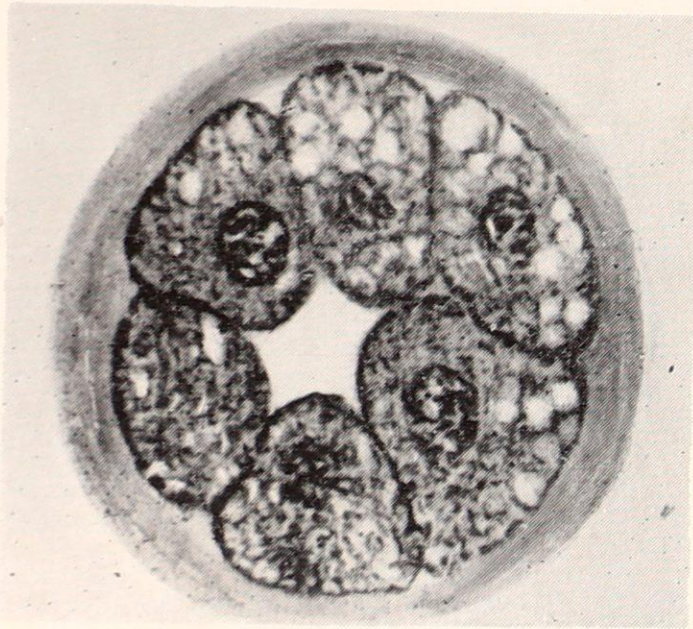


Рис. 71 в.

Рис. 71 в—г. Дробление зиготы кошки.

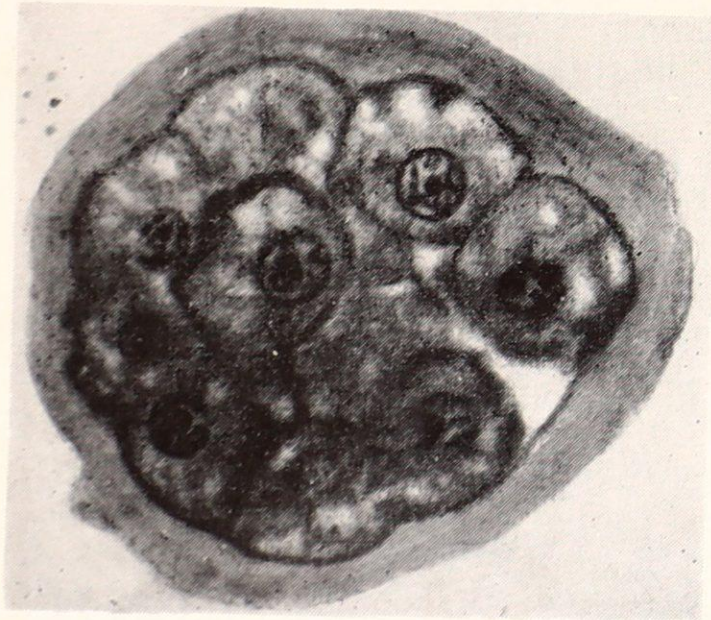


Рис. 71 г.



Рис. 71 д.

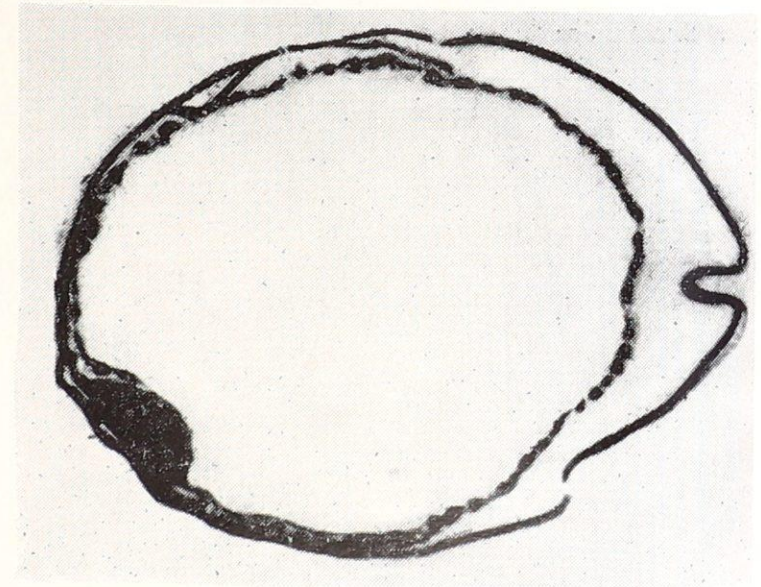


Рис. 71 д—е. Кошка. Образование бластоцисты.

Рис. 71 е.

Домашние копытные

Изучение эмбрионального развития крупных домашних животных имеет не только прикладное значение в зоотехнии и ветеринарии, где эти знания способствуют правильной организации развития животных. Эмбриология вскрывает и ряд общих закономерностей развития. Особый интерес в этом отношении представляют данные об овуляции, перемещении половых клеток в половых путях, оплодотворении, дроблении и имплантации зародышей. Весьма ценны первые наблюдения над ранними стадиями развития свиньи и овцы, описанные в конце прошлого столетия R. Assheton (1898), применившим метод вымывания зародышей из яйцеводов и матки с дальнейшим микроскопическим исследованием (некоторые рисунки из этих работ приведены ниже).

Отдельные ранние стадии развития коровы стали известны позже. Первые два яйца коровы из яйцевода были получены и описаны Miller и сотрудниками (1931).

В 1940 году проводились наши специальные исследования по изучению динамики перемещения оплодотворенных яйцеклеток у коров (Герасимов, Потапова, Соловей и Хватов). Предложенный нами метод исследования яйцеводов, свернутых в «улитку», позволил обнаружить и изучить дробящиеся клетки непосредственно в трубах.

В дальнейшем исследования А. В. Квасницкого (1950), И. Г. Питкянен (1955—1956), Ю. А. Магакяна (1957), К. Б. Свечина (1956), И. М. Соколовской (1957), S. Jarosz (1959), А. Г. Шмидта (1956 — 1960), Н. М. Мартыненко (1965) и других значительно дополнили наши знания о раннем развитии домашних копытных. Ниже приводятся некоторые иллюстрации из указанных работ.

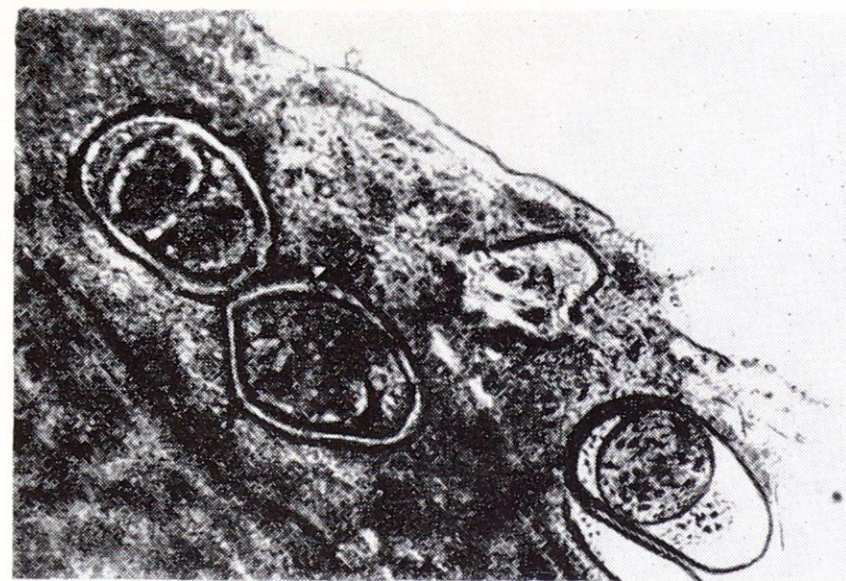
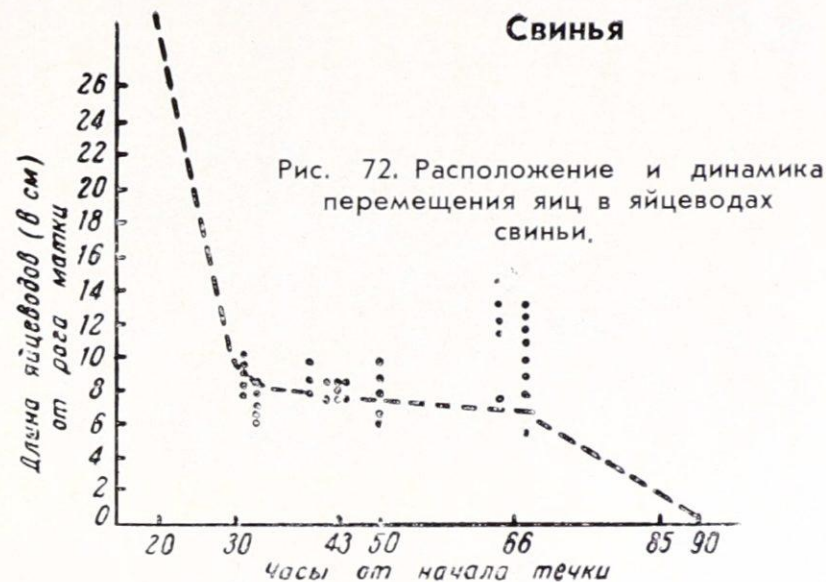


Рис. 73. Яйцевод свиньи. Три дробящиеся клетки, лежащие рядом.

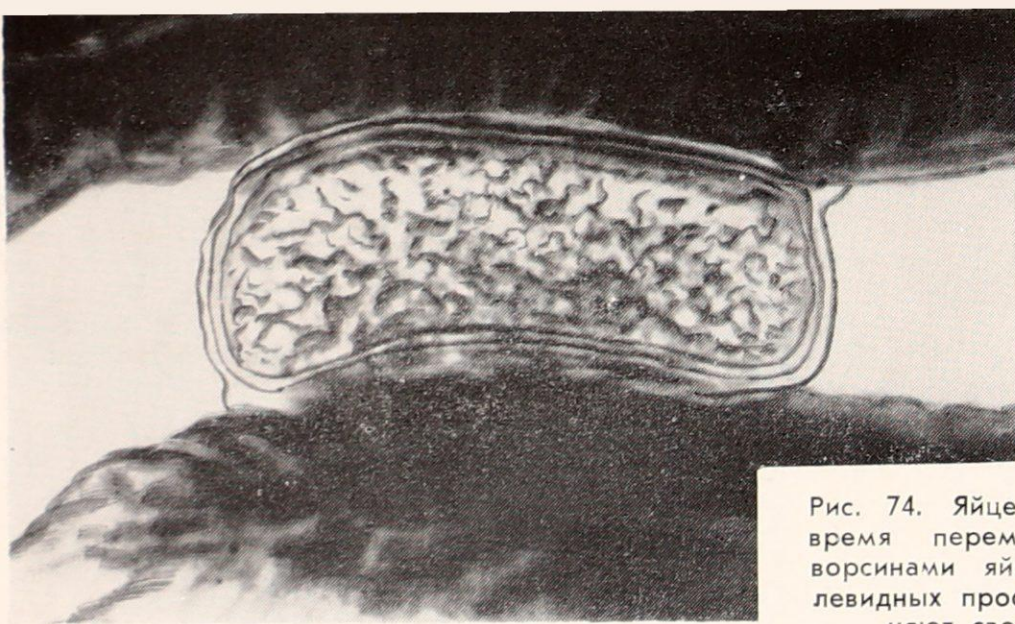


Рис. 74. Яйцевод свиньи. Во время перемещения между ворсинами яйцеклетки в щелевидных пространствах изменяют свою форму.

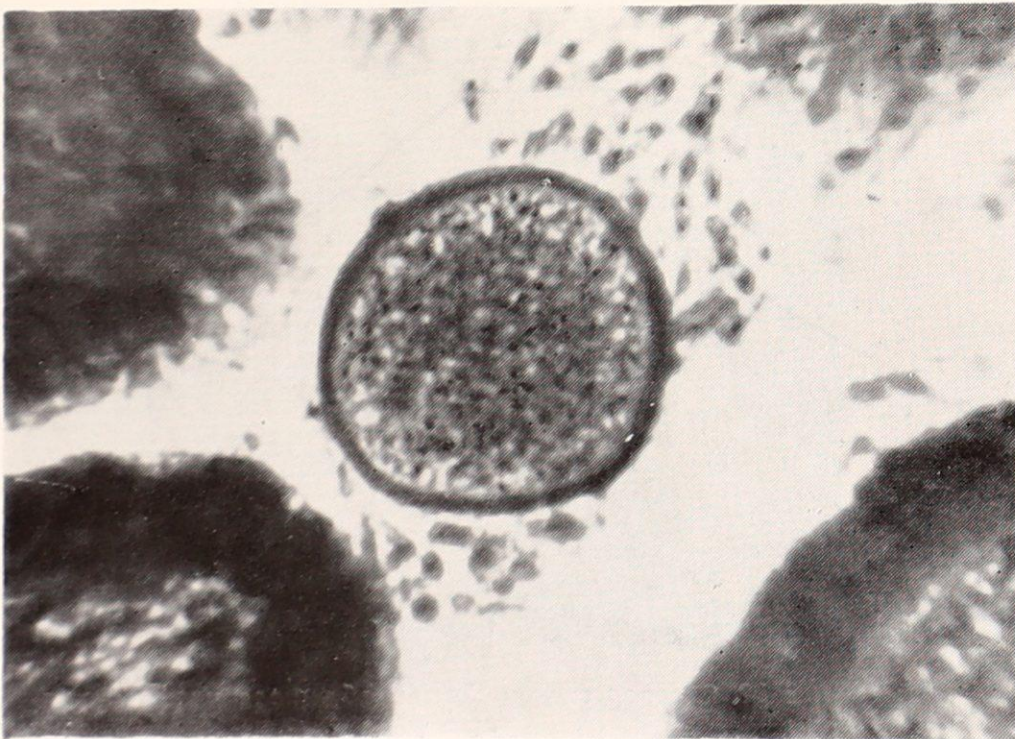
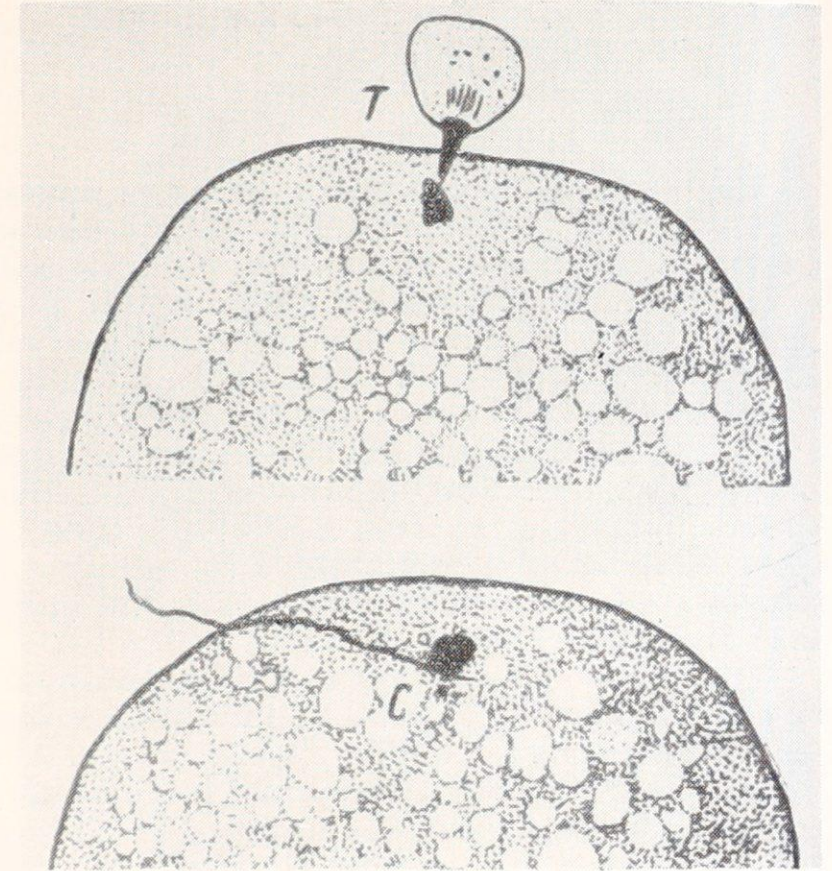


Рис. 75. Яйцевод. Яйцеклетка свиньи. Денудация.



а

Рис. 76. Оплодотворение у свиньи (по данным И. Питкянен); завершение второго деления созревания (С—спермий в овоплазме).

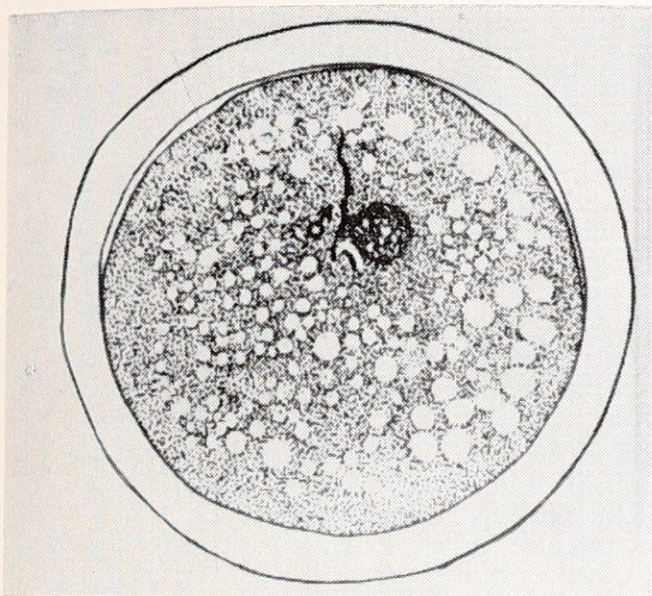


Рис. 76 б. Оплодотворение у свиньи. В яйце спермий и женский пронуклеус.

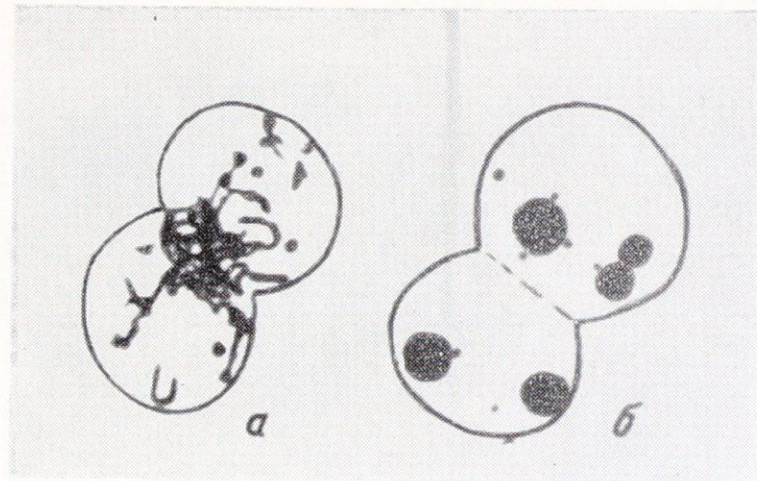


Рис. 76 г. Слияние пронуклеусов.

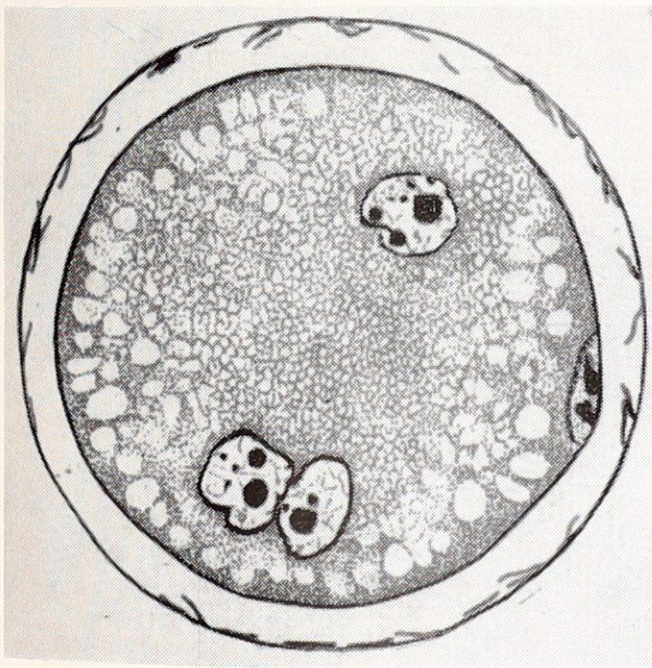


Рис. 76 в. В яйце три пронуклеуса.

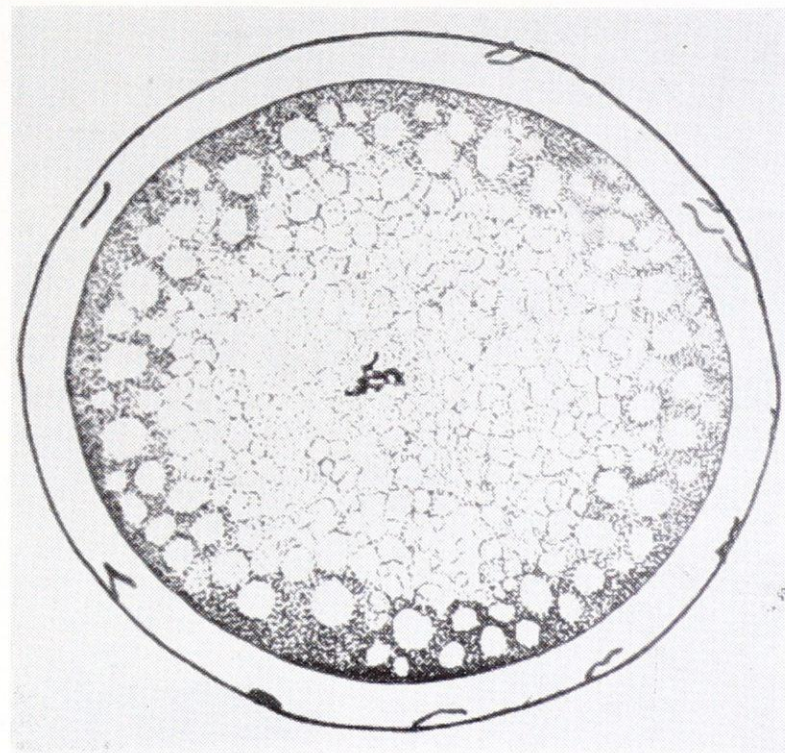


Рис. 76 д. Зигота в стадии метафазы первого дробления.

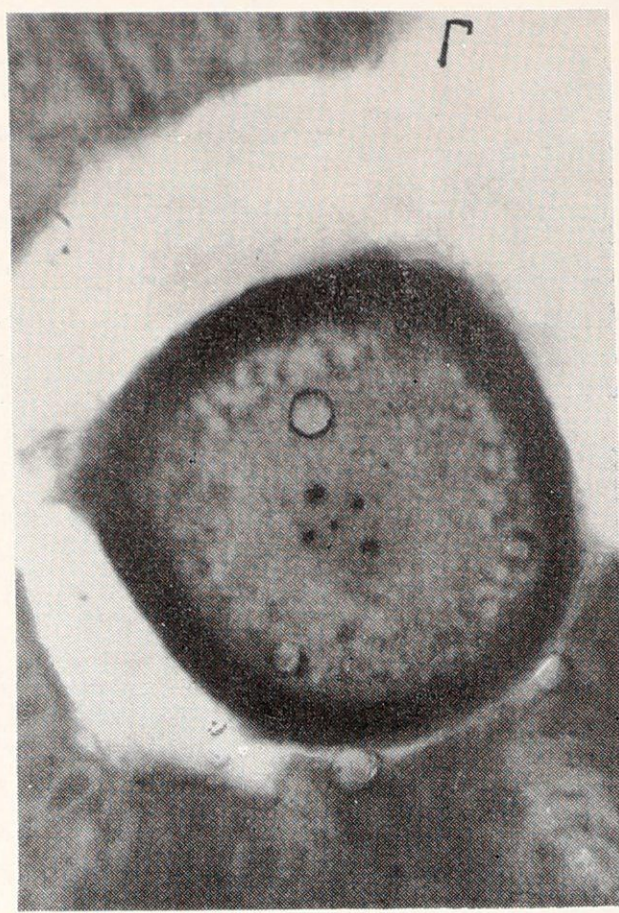
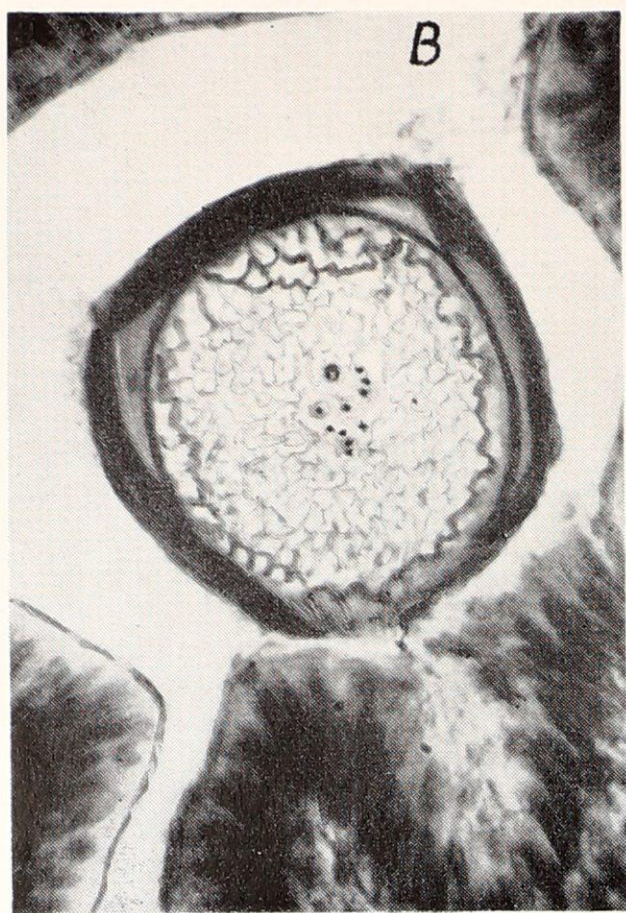
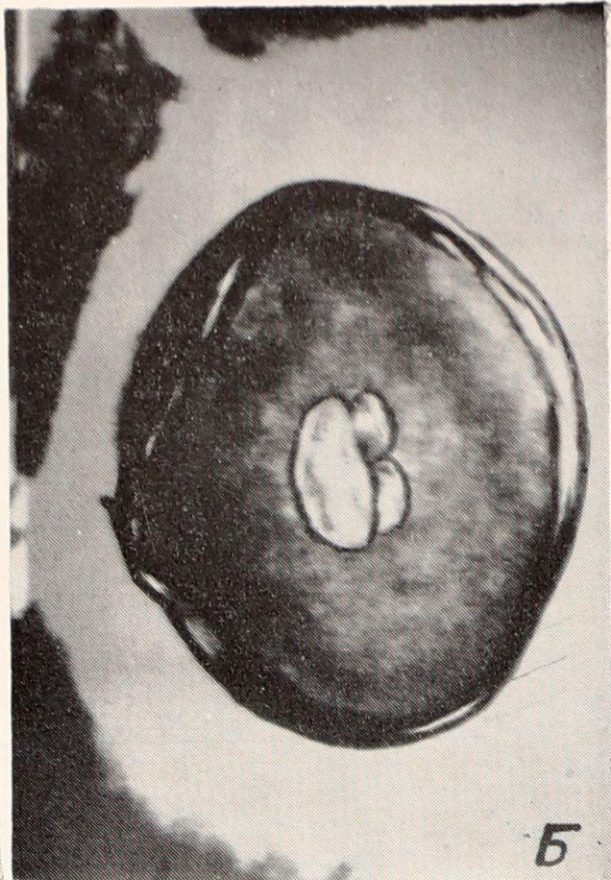
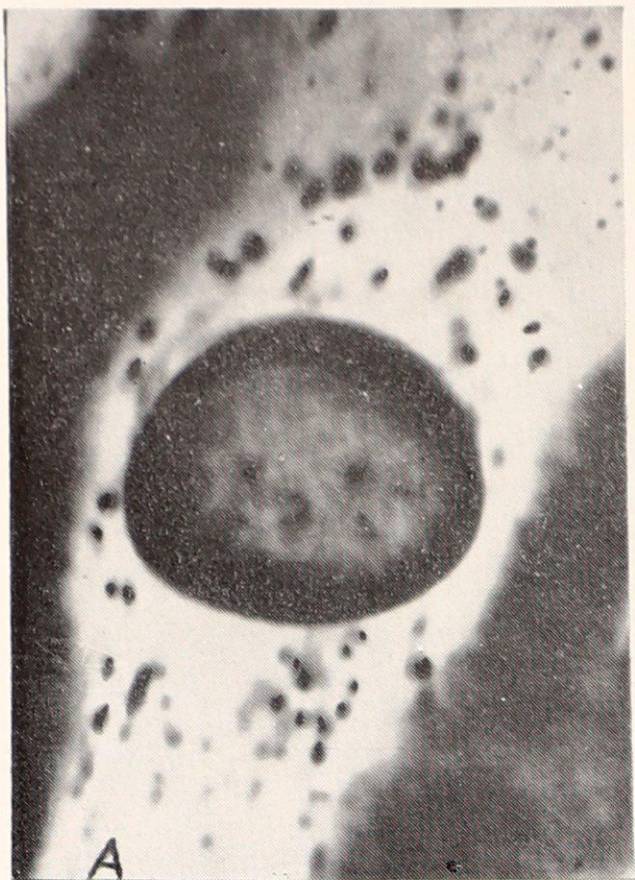


Рис. 77. Яйцеклетки в трубах свињи. Оплодотворение, слияние 2 и 3 пронуклеусов.

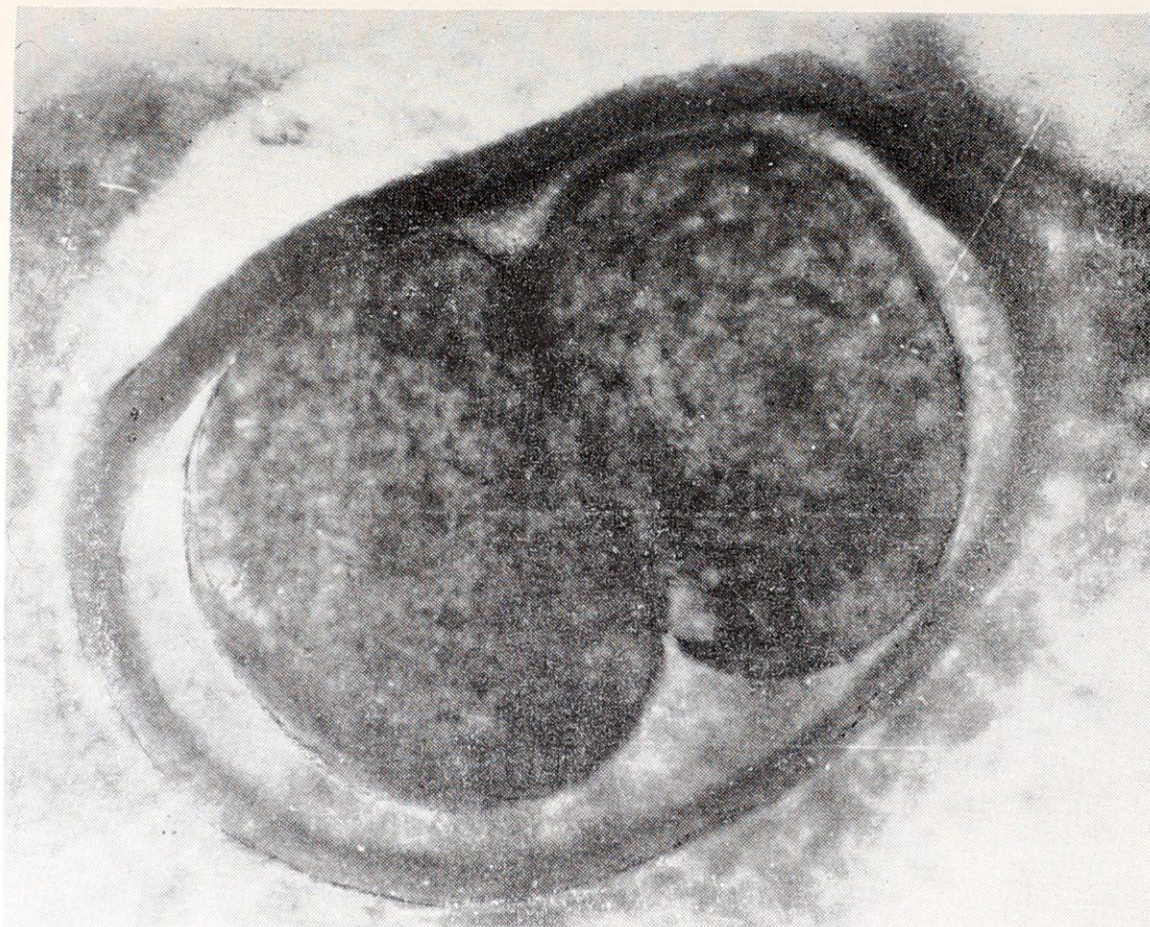


Рис. 78. Дробление яйцеклеток свиньи. Стадия 2 бластомеров.

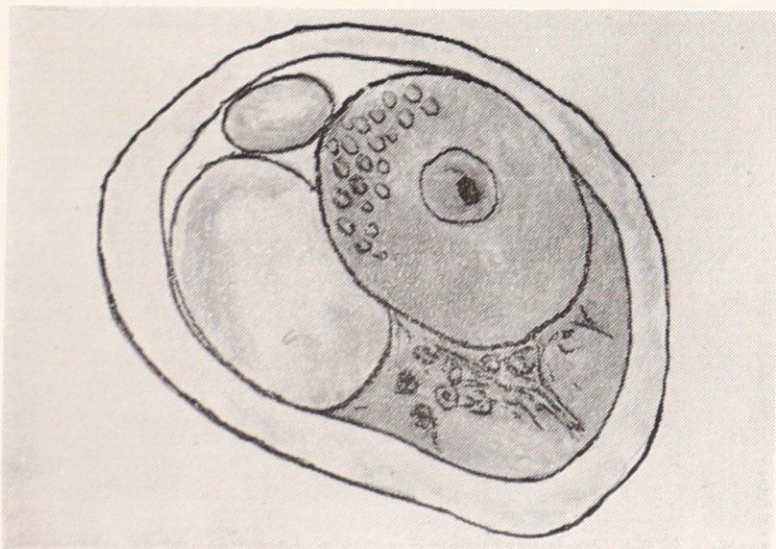
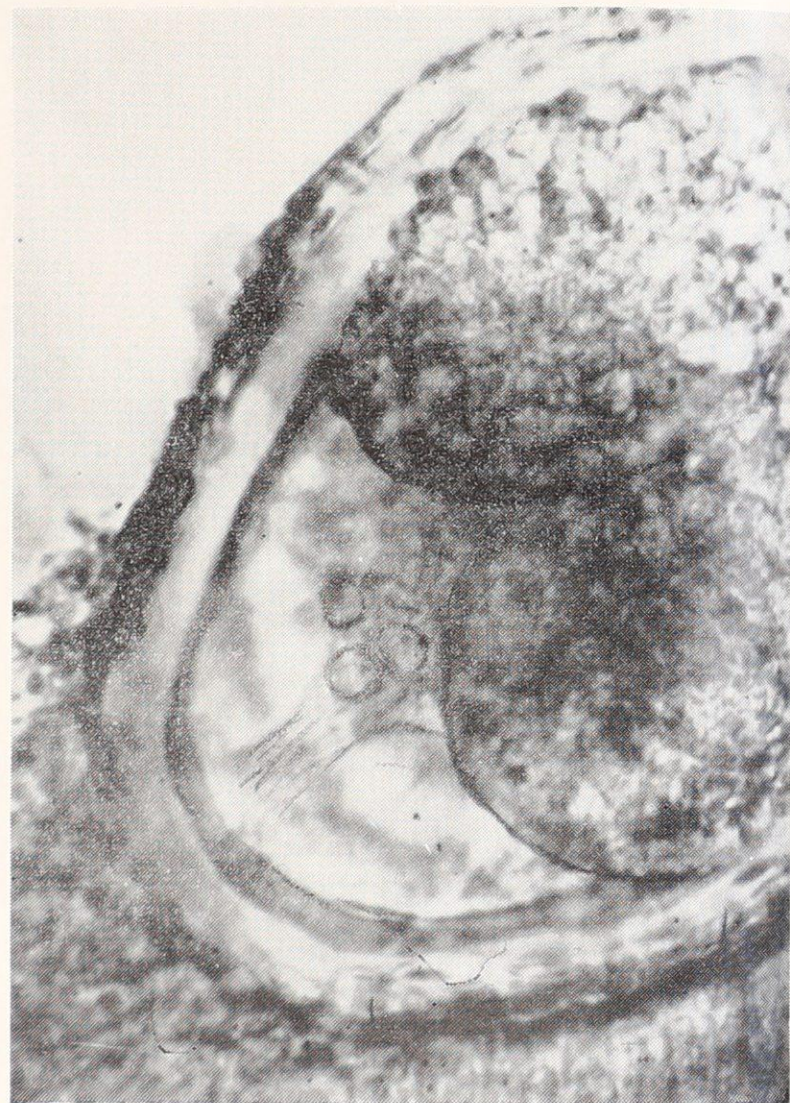


Рис. 79. Яйцо свиньи на
стадии 2 бластомеров.
Измененные желточные
шары между бластомерами.



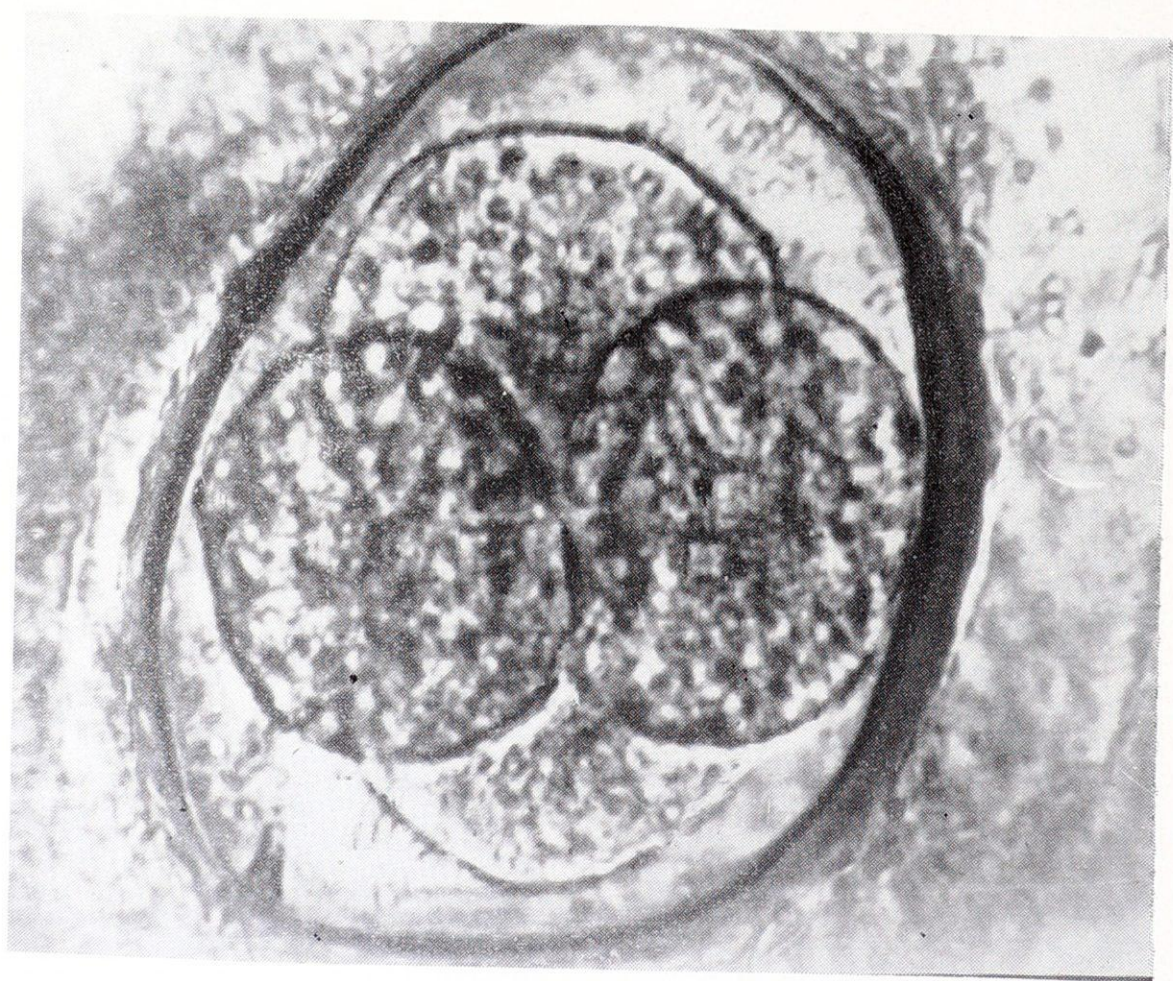
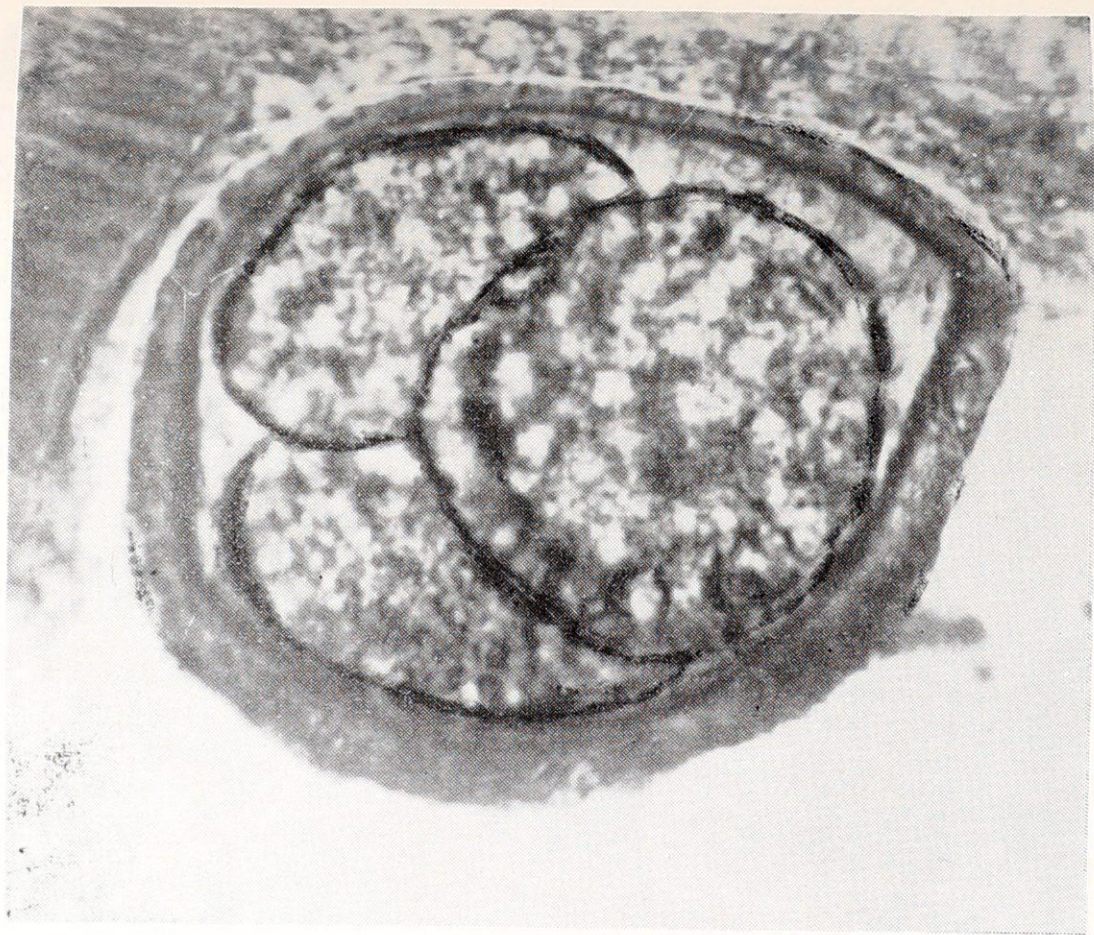


Рис. 80. Дробление яйцеклеток свиньи. Стадии 3 и 4 бластомеров.

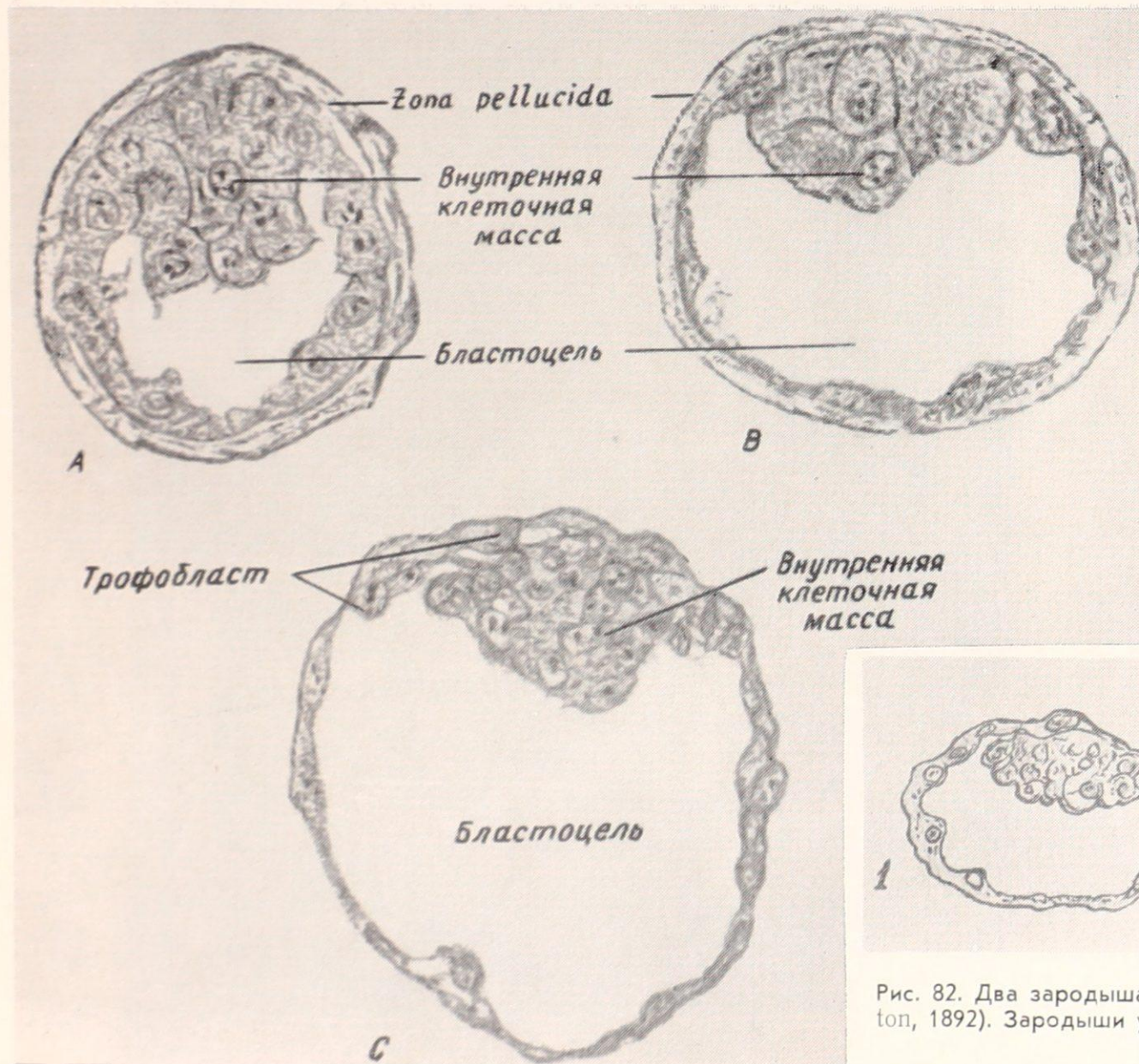


Рис. 81. Три стадии бластодермического пузырька (бластоциста) свиньи. Процесс образования внутренней клеточной массы (из Б. М. Пэттен, 1959).

А, В — эмбрионы коллекции Карнеги. С — по Корнеру. Ув. $\times 375$.

А — выделен из матки свиньи через $4\frac{3}{4}$ дня после спаривания. В — 6 дней и $1\frac{3}{4}$ часа после спаривания. С — 6 дней и 20 часов после спаривания.

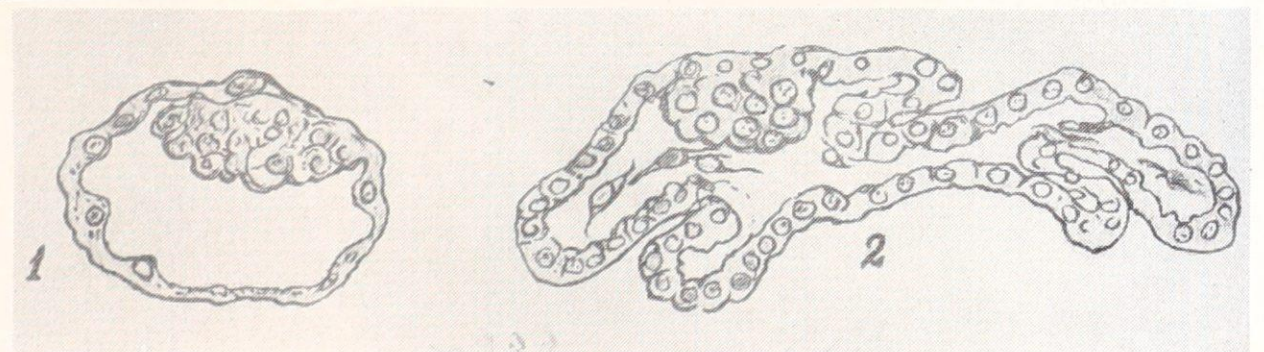
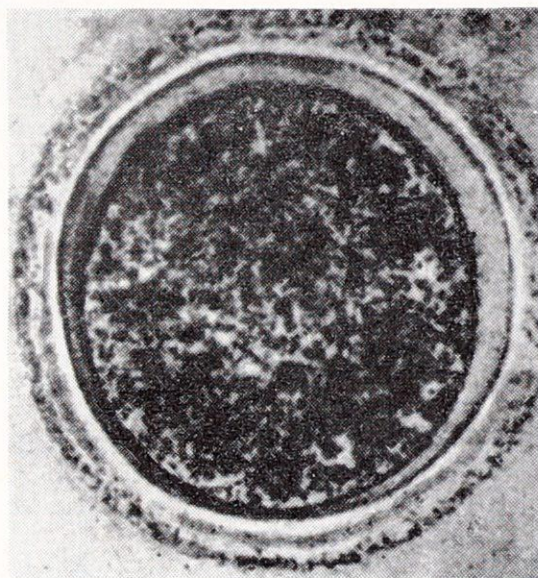


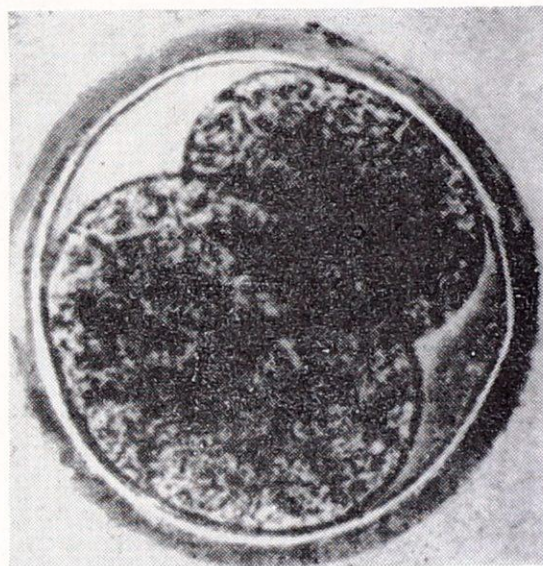
Рис. 82. Два зародыша свиньи, извлеченные из матки на стадии бластоцисты (из Assheton, 1892). Зародыши у свиньи на этой стадии еще не имплантируются и свободно перемещаются в рогах матки.

Овца. Ранние эмбриональные стадии развития овцы были изучены R. Assheton (1898). Рис. 83—86 изображают последовательные стадии дробления зиготы, формирование бластоцисты и образование зародышевых листков. Первые фотографии показывают последовательные стадии дробления зиготы. И. Г. Питкянен весьма подробно изложила свои наблюдения о дроблении зиготы у овцы. Этому же вопросу посвящены исследования О. Б. Шумкиной (1955, 1960), особенно подробно изучившей бластоцисту.

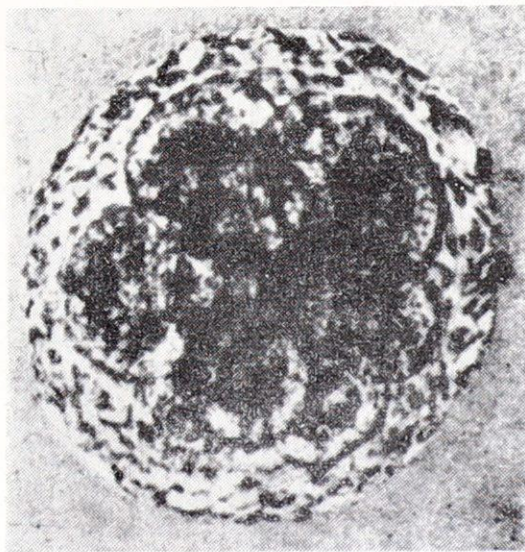
У овцы зигота на стадии морулы на 4 сутки поступает из яйцеводов в рога матки. Здесь формируется бластоциста, которая в течение 12 суток имеет шаровидную форму; затем она быстро растет, пузырек сильно вытягивается в полости матки, достигает на 16 сутки 3—4 см, а к 25 суткам — 5 см. Имплантация и образование котиледонов у овцы происходит на 22 сутки.



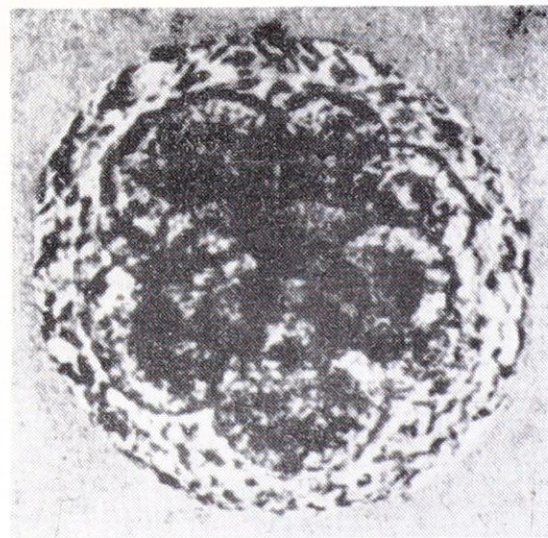
1



2



3



4

Рис. 83. Дробление яйцеклеток овцы: 1—неразделившееся яйцо через $37\frac{1}{2}$ часа после покрытия; 2—2-клеточная стадия через $39\frac{1}{2}$ часа после покрытия; 3—8-клеточная стадия через $42\frac{1}{4}$ часа после покрытия; 4—32-клеточная стадия через $113\frac{1}{2}$ часа после покрытия (по R. Clark, 1934; из В. К. Милованова, 1940).

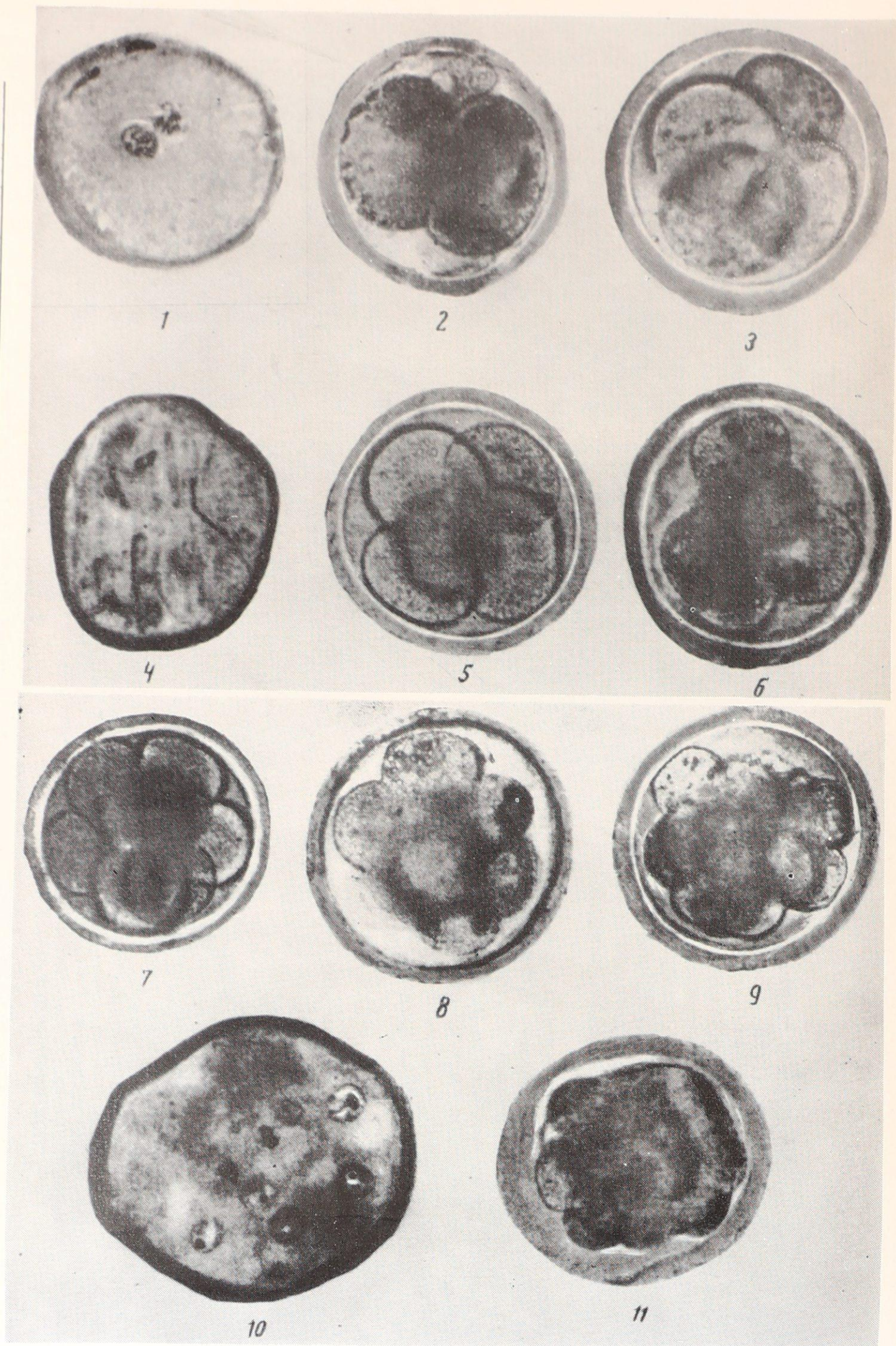


Рис. 84. Оплодотворение (1), дробление (2—9) и стадия морулы (10—11) зародыша овцы (по П. Г. Питкянен, 1958)

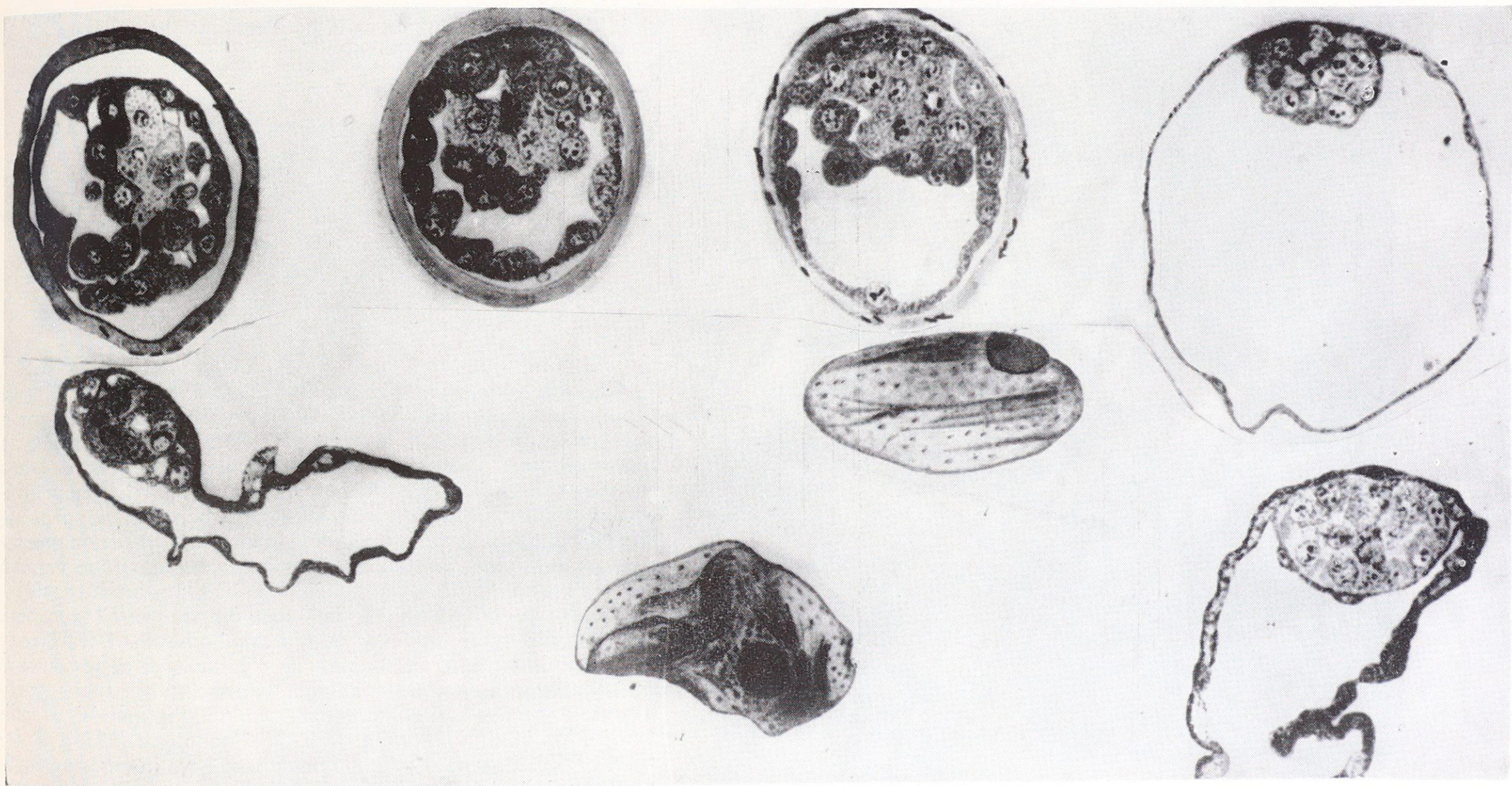


Рис. 85. Формирование бластоцисты овцы (из R. Assheton, 1898).

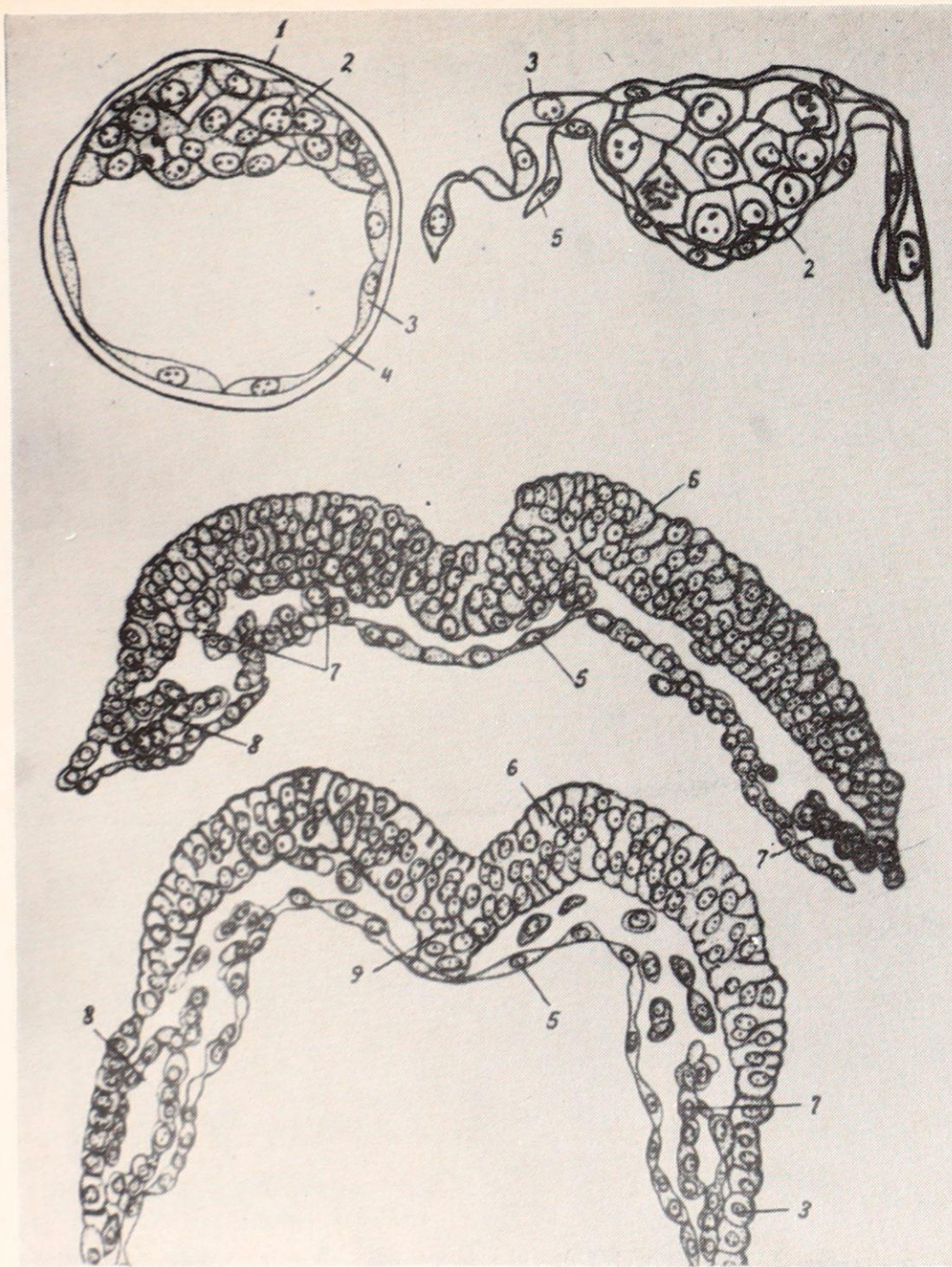


Рис. 86. Бластоцисты овцы через 6—13 суток после спаривания (по О. Б. Шумкиной): 1 — оболочка яйца, 2 — зародышевый узелок, 3 — трофобласт, 4 — полость бластоцисты, 5 — энтодерма, 6 — зародышевый диск, 7 — внезародышевая мезодерма, 8 — полость во внезародышевой мезодерме, 9 — первичная полоска.

Корова. Материалы о ранних стадиях развития коровы привлекают внимание не только потому, что речь идет о домашнем животном, имеющем большое хозяйственное значение, но и в связи с особенностями ее полового цикла и возможностью определения овуляции при помощи ректального метода. Это позволяет уточнить динамику перемещения половых клеток в яйцеводах и точно определять возраст зародышей. Впервые два яйца из яйцеводов коровы были описаны Hartman и др. (1931). В 1935 году Evans и Miller сообщили об обнаруженной ими в промывной жидкости из половых путей коровы еще одной клетке. В 1940 году были опубликованы наши данные о динамике перемещения яйцеклеток в яйцеводах коровы, об оплодотворении и дроблении. В дальнейшем исследования проведены W. Hamilton (1946), И. Г. Питкянен и И. Ф. Ивановым (1956), S. Jarosz (1959). Важные работы по ранней эмбриологии опубликовал Г. А. Шмидт (1953—1960). Прилагаемые иллюстрации взяты из указанных выше исследований.

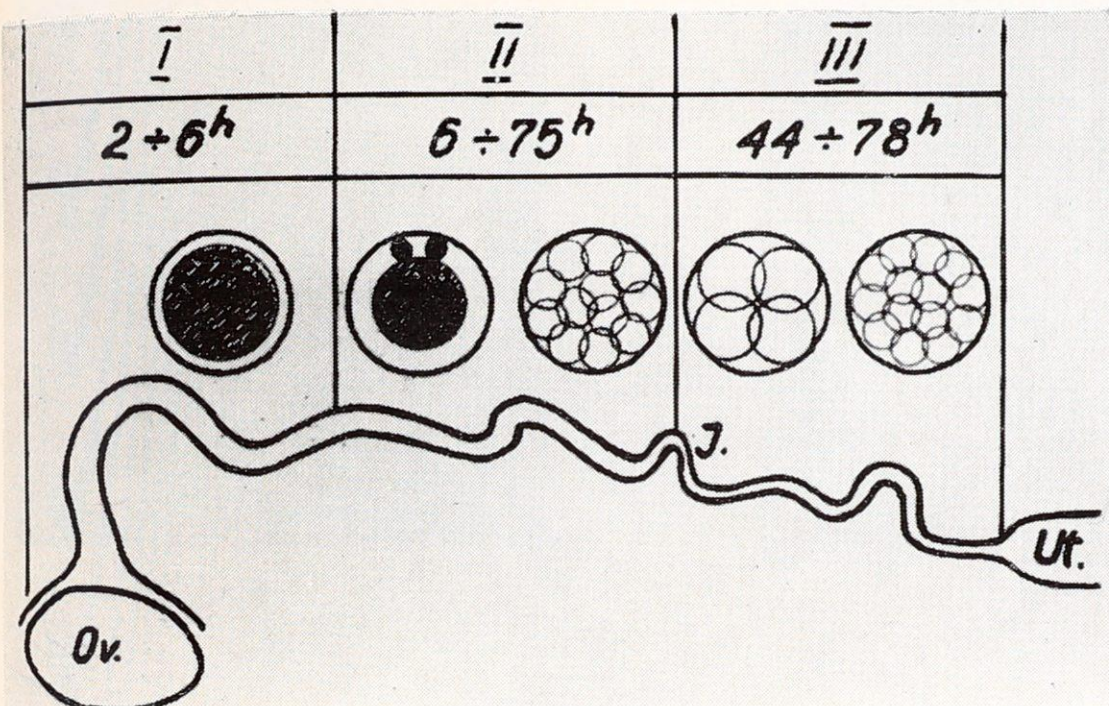
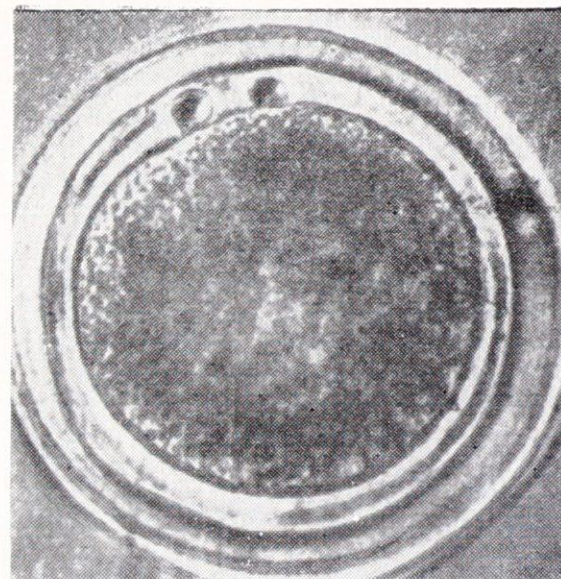
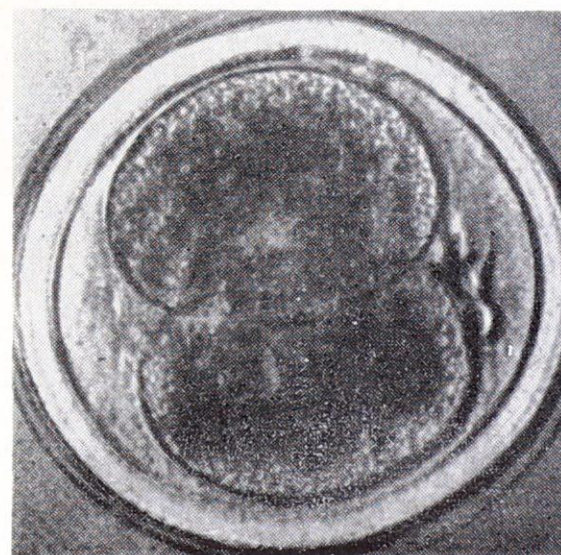


Рис. 87. Динамика перемещения яйцеклеток коровы в маточных трубах (по S. Jarosz, 1959). 1. В абдоминальной части яйцевода обнаружены неоплодотворенные яйцеклетки. 2. В средней части яйцевода выявлены яйцеклетки на стадиях от двух полярных телец до 12 бластомеров. 3. В маточной части яйцевода отмечены яйцеклетки на стадиях 4—14 бластомеров. OV — яичник, I — истмус, Ut — матка. (См. также наши данные о перемещении яйцеклеток в трубах у коровы, рис. 14.)

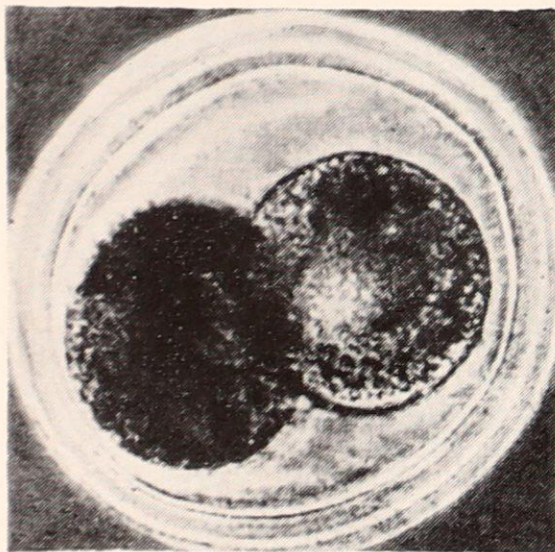
Рис. 88. На рис. 88—90 изображены последовательные стадии дробления яйцеклеток коровы по данным S. Jarosz. 1. Оплодотворенная яйцеклетка с полярными тельцами в перивителлиновом пространстве. Клетка получена из средней части яйцевода через 8 часов после овуляции. Фазово-контрастный микроскоп; ув. $\times 390$. 2. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 2 бластомеров, полученная из средней части яйцевода через 32 часа после овуляции.



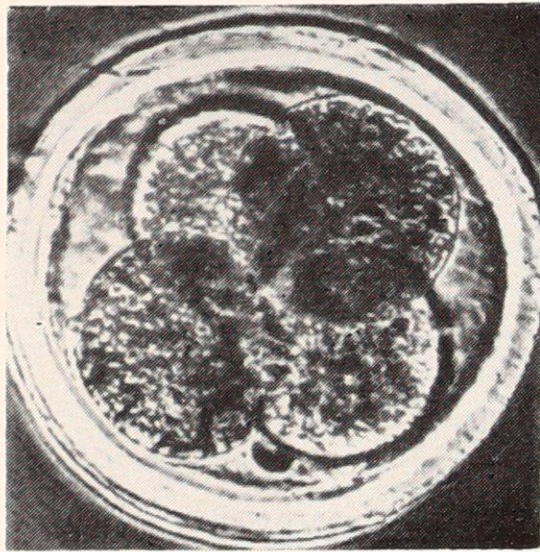
1



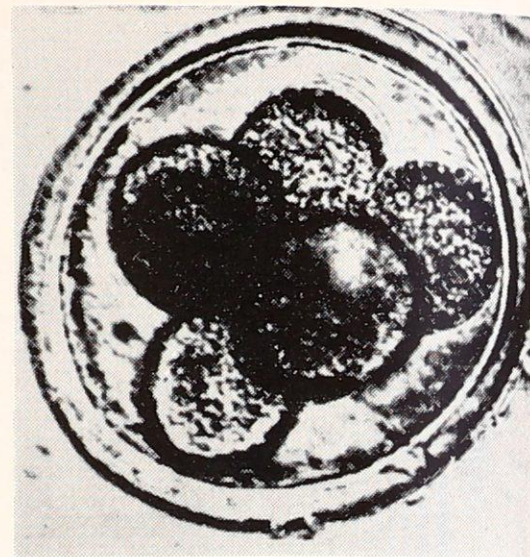
2



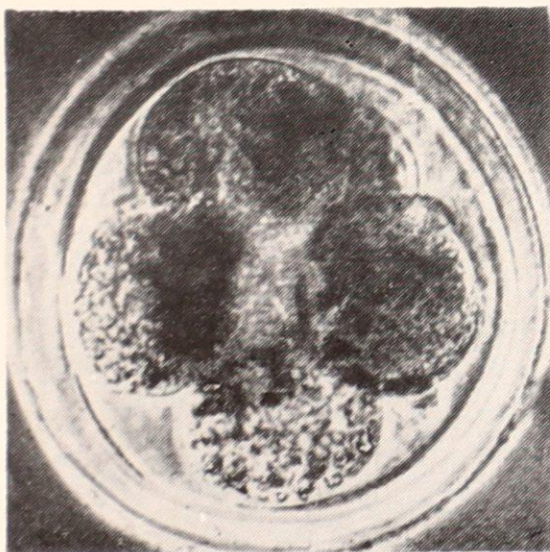
3



4

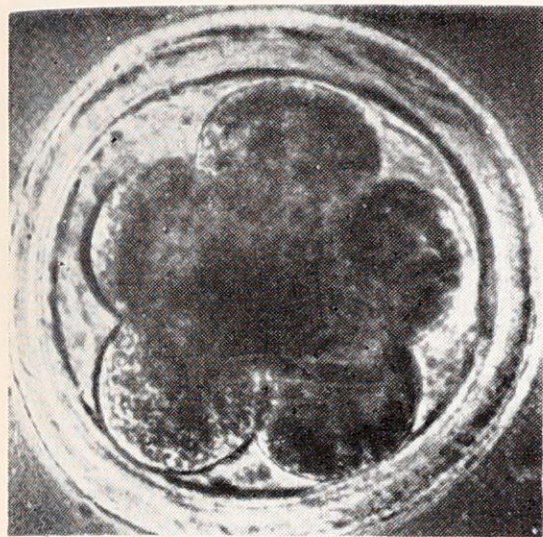


5

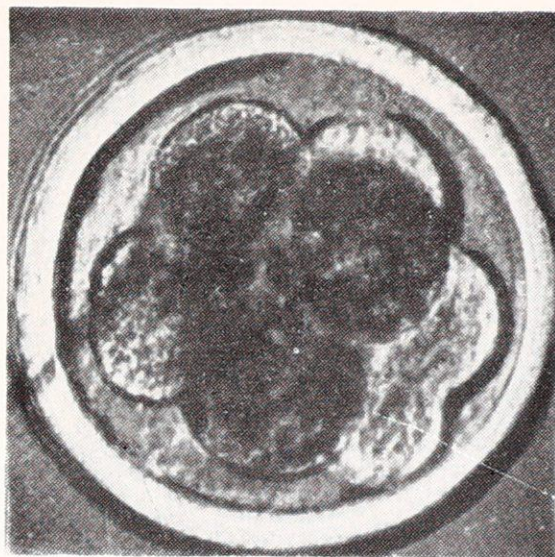


6

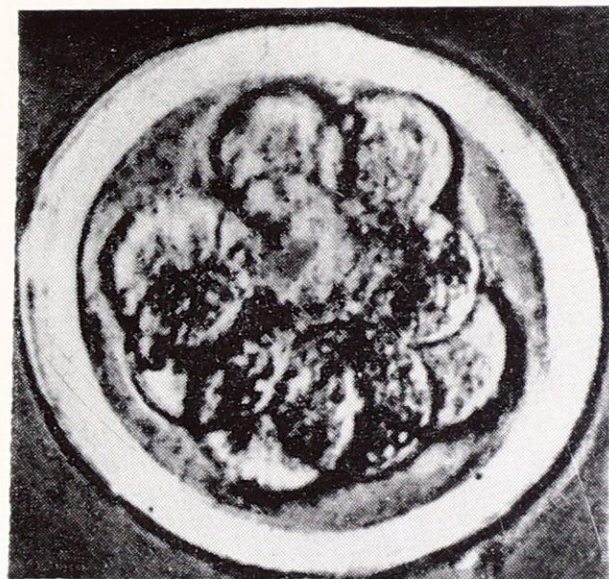
Рис. 89. 3. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 2 бластомеров, полученная из средней части яйцевода через 23 часа после овуляции. 4. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 4 бластомеров, полученная из средней части яйцевода через 42 часа после овуляции. 5. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 5 бластомеров из средней части яйцевода через 48 часов после овуляции. 6. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 6 бластомеров через 48 часов после овуляции.



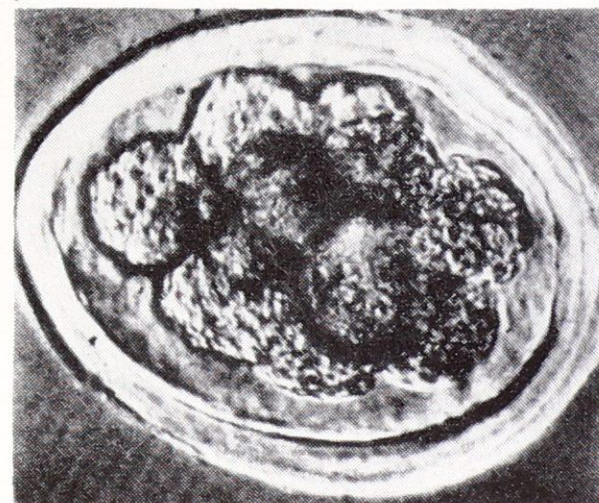
7



8



9



10

Рис. 90. 7. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 8 бластомеров из средней части яйцевода через 62 часа после овуляции. 8. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 10 бластомеров из маточной части яйцевода через 66 часов после овуляции. 9. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 12 бластомеров из средней части яйцевода через 75 часов после овуляции. 10. Оплодотворенная яйцеклетка на стадии 14 бластомеров из маточной части яйцевода через 78 часов после овуляции.

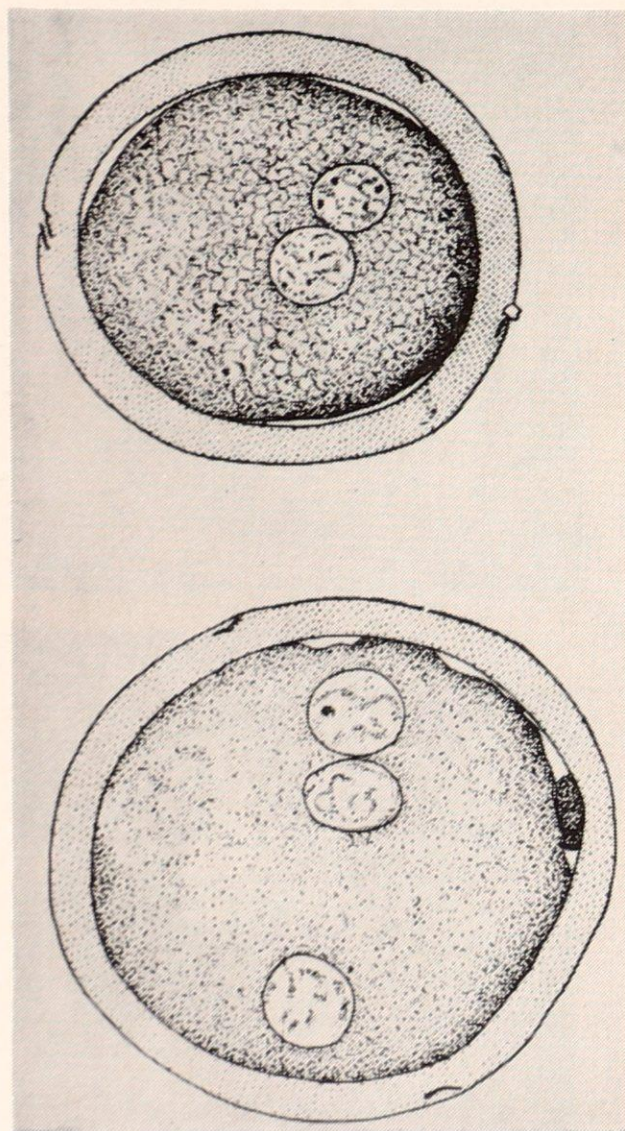


Рис. 91. Оплодотворение. В яйцеклетках обнаруживаются 2 и 3 пронуклеуса (по И. Г. Питкянен, 1956).

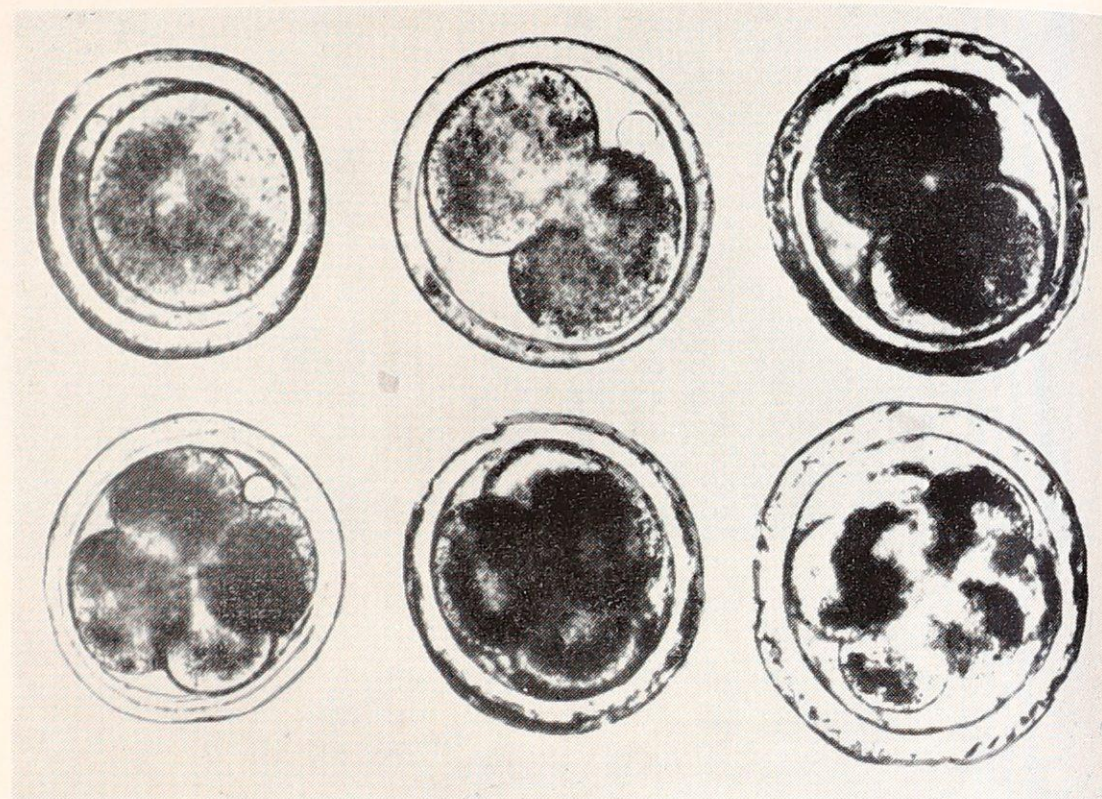


Рис. 92. Яйцеклетки коров на различных стадиях дробления (по И. Г. Питкянен, 1956).



Рис. 93. Дробление яйцеклеток коров, обнаруженных в трубах. Срок овуляции определен ректальным методом. 2 бластомера — через 48 часов после овуляции, 3 — бластомера — через 72 часа и 6 бластомеров — через 84 часа после овуляции. Через 90 часов в стадии морулы яйцо поступает в рог матки.

Процесс дробления зиготы коровы весьма подробно описан Г. А. Шмидтом (1959, 1960). Яйцеклетки, извлеченные из труб и матки в разные сроки после спаривания, зарисовывались и измерялись. Данные этого исследования представлены в таблицах.

Г. А. Шмидт различает стадии раннего дробления и стадии позднего дробления (рис. 94). Процесс дробления яйца коровы длится около 8 суток, считая от момента спаривания. В течение первых 4 суток дробление происходит в яйцеводе, затем продолжается в роге матки. Зигота коровы сферической формы, диаметр ее около 100 микрон (87—97). Г. А. Шмидт отмечает на ранних стадиях дробления различие в величине бластомеров и асинхронность дробления. В зародыше выделяются двоякого рода клетки. Ранняя бластоциста характеризуется крупной внутренней клеточной массой, из которой выселяются единичные клетки энтодермы и эктодермальной мезенхимы. Стенка бластоцисты состоит из одного слоя плоских клеток трофобласта. Между внутренней клеточной массой и внутренней стороной трофобласта находится полость бластоцисты.

С конца 10 и начала 11 суток наступает ускорение роста полости. Диаметр бластоцисты увеличивается от 110 до 500 микрон. Уже на ранних стадиях развития ее наступает обособление зародышевого узла.

У коровы наблюдается быстрый рост трофобластического пузырька. Во второй половине 16 суток развития пузырек достигает 4—5 см в длину, к 17 суткам 20—25 см. В течение 18 и первой половины 19 суток завершается образование амниона и хориона.

Рис. 94 Яйцеводные и ранние маточные стадии дробления у коровы.

А. Двухклеточная стадия. Правый бластомер крупнее левого. Зародыш исключительно крупного размера (114 μ), прозрачная оболочка 5,2 μ .

Б. Зародыш на стадии перехода от 6 к 7 бластомерам: в 5 бластомерах — покоящиеся ядра, в одном — экваториальная пластинка. Зародыш очень малого размера: вместе с прозрачной оболочкой 80 μ , толщина прозрачной оболочки 2,5 μ .

В — Г. Два дробящихся яйца на стадии 8 бластомеров. Размер зародыша В — 102,5 μ , толщина прозрачной оболочки — 6,25 μ . Размер зародыша Г — 102,5 μ . Толщина прозрачной оболочки 2,5 μ .

Д. Дробящееся яйцо на стадии перехода от 8 к 9 бластомерам. Максимальный диаметр 110 μ , толщина прозрачной оболочки 5 μ .

Е. Стадия 14 бластомеров. Наибольший диаметр 92,5 μ , толщина прозрачной оболочки 3,75 μ (в среднем).

Ж. Зародыш на стадии 16 бластомеров найден в маточном роге. Максимальный диаметр 87,5 μ , толщина прозрачной оболочки 5 μ .

З. Стадия 13 бластомеров. С левой стороны рисунка виден коллачок мелких бластомеров. Общий диаметр 98,8 μ , толщина прозрачной оболочки 2,5 μ .

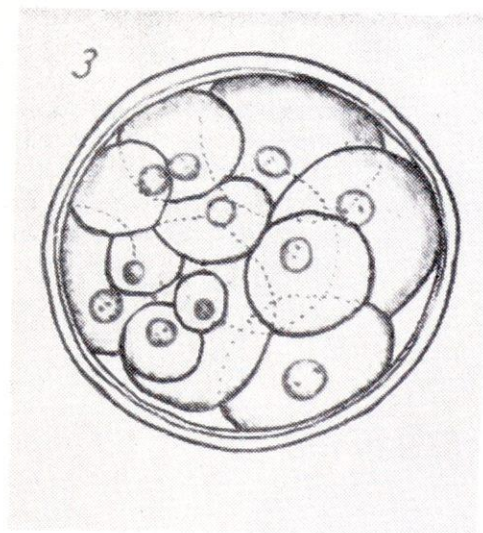
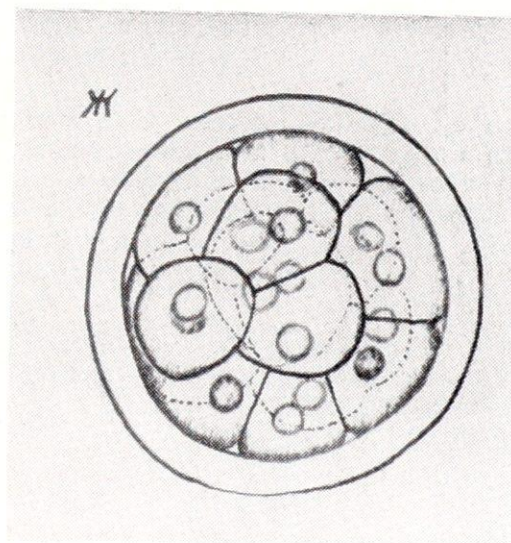
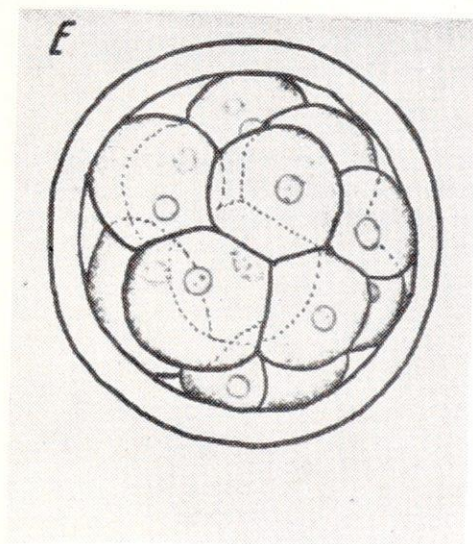
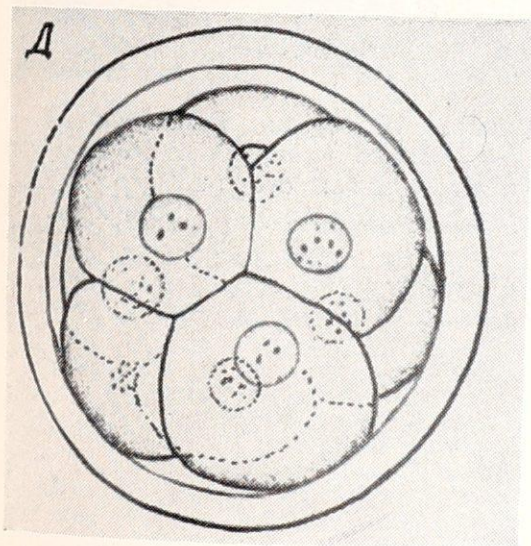
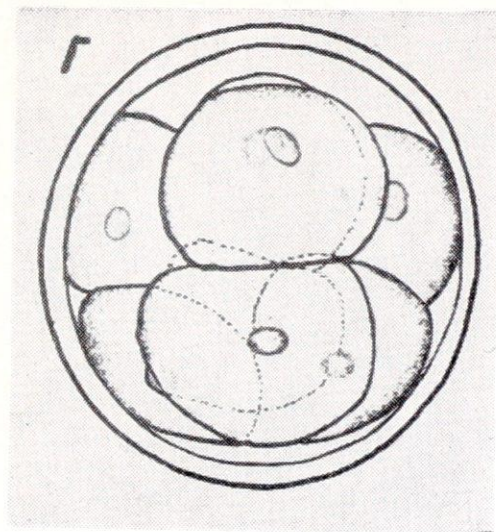
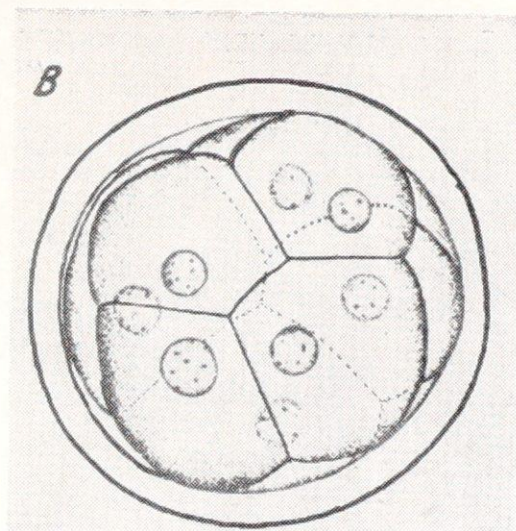
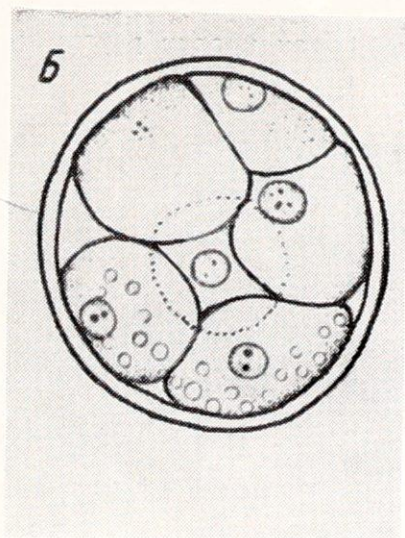
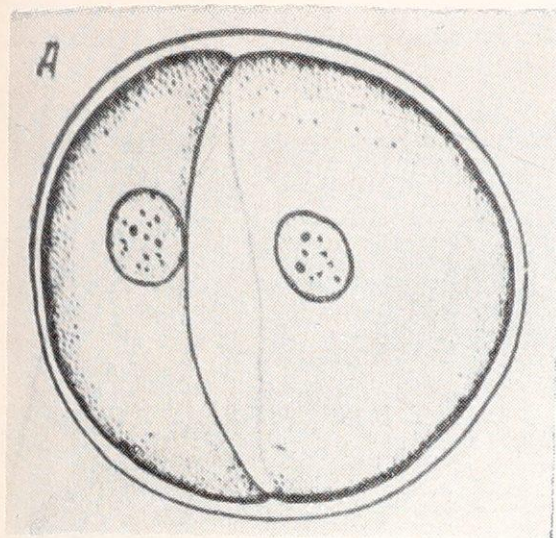
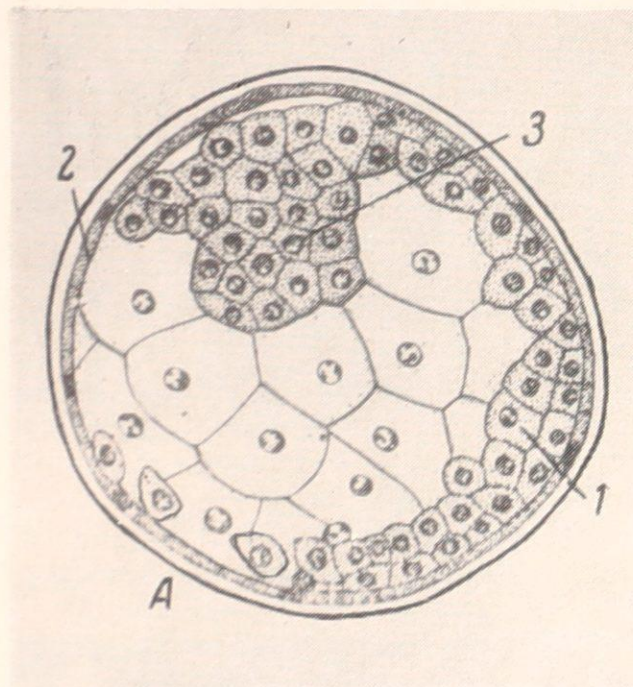
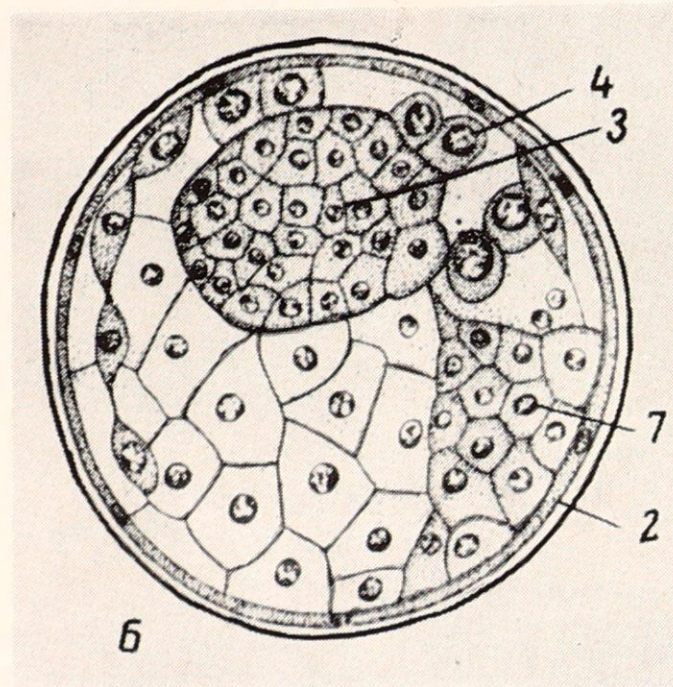


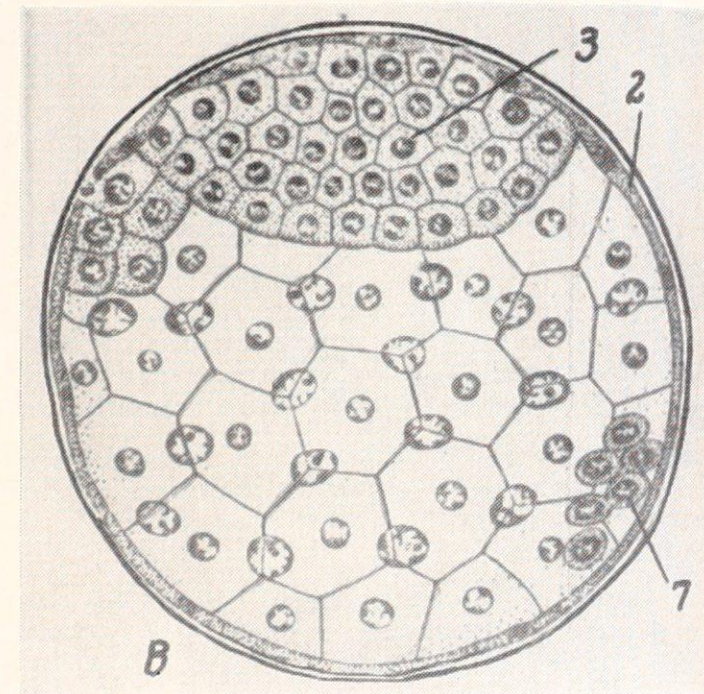
Рис. 95. Три зародыша коровы на стадиях дифференцировки внутренней клеточной массы.



А. Бластоциста. Видна дугообразной формы внутренняя клеточная масса (1), в которой обособляется зародышевый узелок (3). Размер бластоцисты 100 микрон. Возраст около 8 суток.

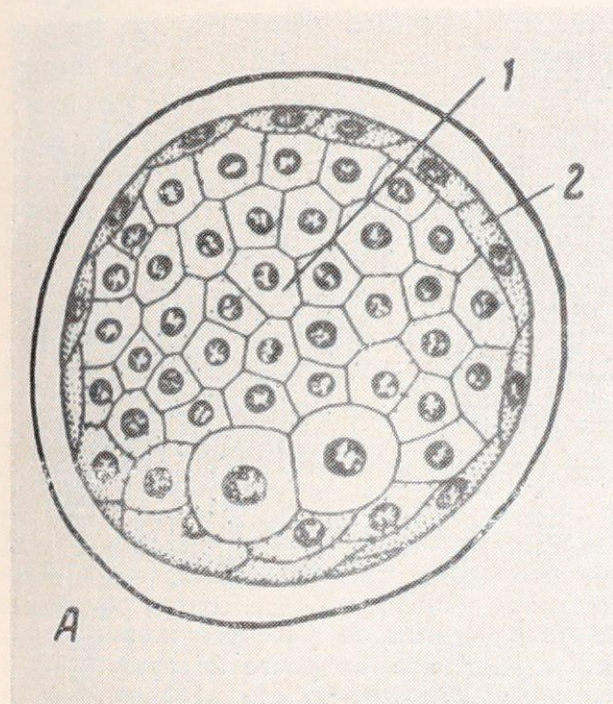


Б. Бластоциста 9 суток. Зародышевый узел (3) хорошо обособлен. Из него выселяются энтодермальные клетки (4). Диаметр бластоцисты 105 микрон, возраст около 9 суток.

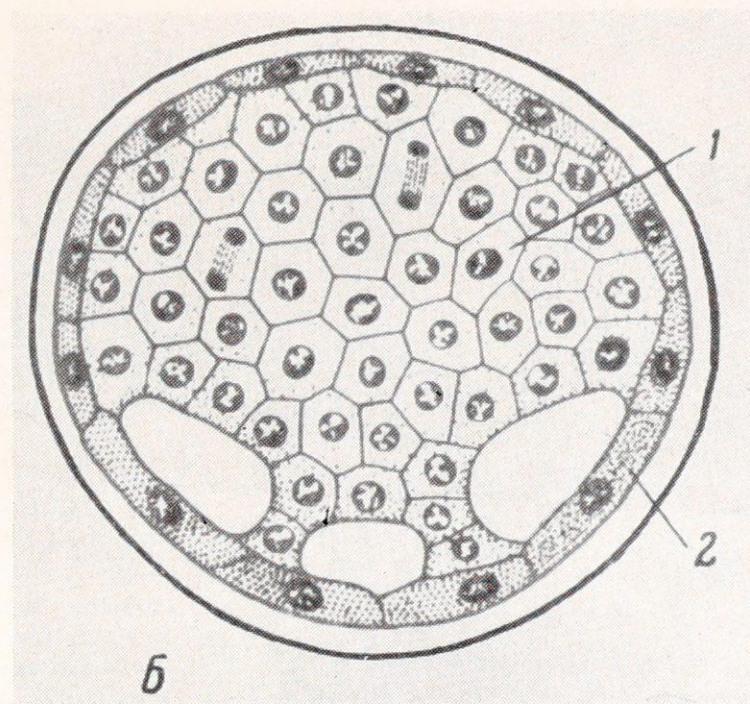


В. Бластоциста 10 суток. Зародышевый узел (3) значительно увеличился по сравнению с предыдущим: его диаметр 62,5 микрона. Диаметр бластоцисты 108 микрон.

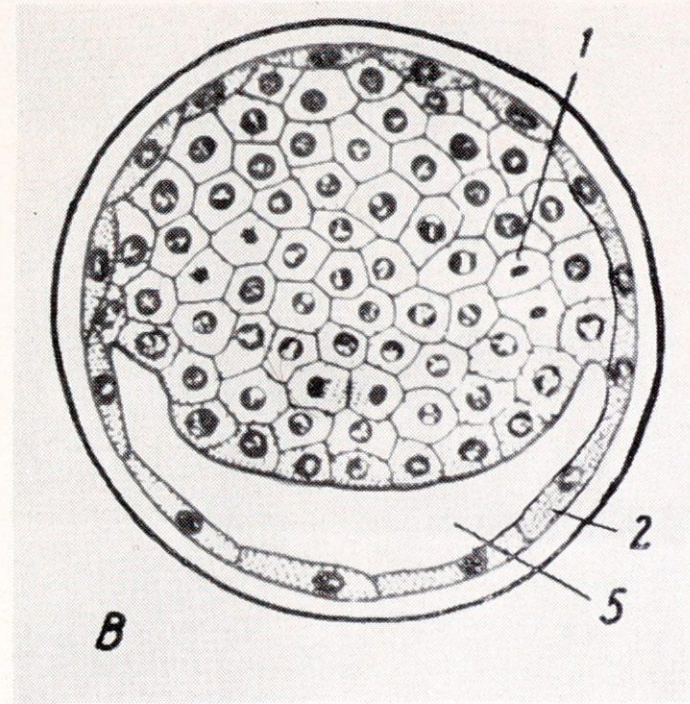
Рис. 96. Три зародыша коровы на стадиях обособления провизорной эктодермы (трофобласта) и образования полости бластоцисты.



А. На поверхности плотной клеточной массы обособляется слой плоских клеток провизорной эктодермы (трофобласта). В нижней части рисунка видны крупные бластомеры, в последующем развитии выталкиваемые из зародыша. Диаметр зародыша 85,8 микрона. Возраст примерно 6,5 суток.



Б. Зародыш на стадии раннего появления закладок полости бластоцисты: видны три больших полости между сформированной провизорной эктодермой и внутренней клеточной массой. Размер зародыша $95 \times 97,5$ микрона. Возраст — конец 7 суток.



В. Зародыш на стадии образования общей щелевидной полости бластоцисты между трофобластом (2) и внутренней клеточной массой (1). Размер зародыша $87,5 \times 90$ микрон. Возраст примерно 7 суток.

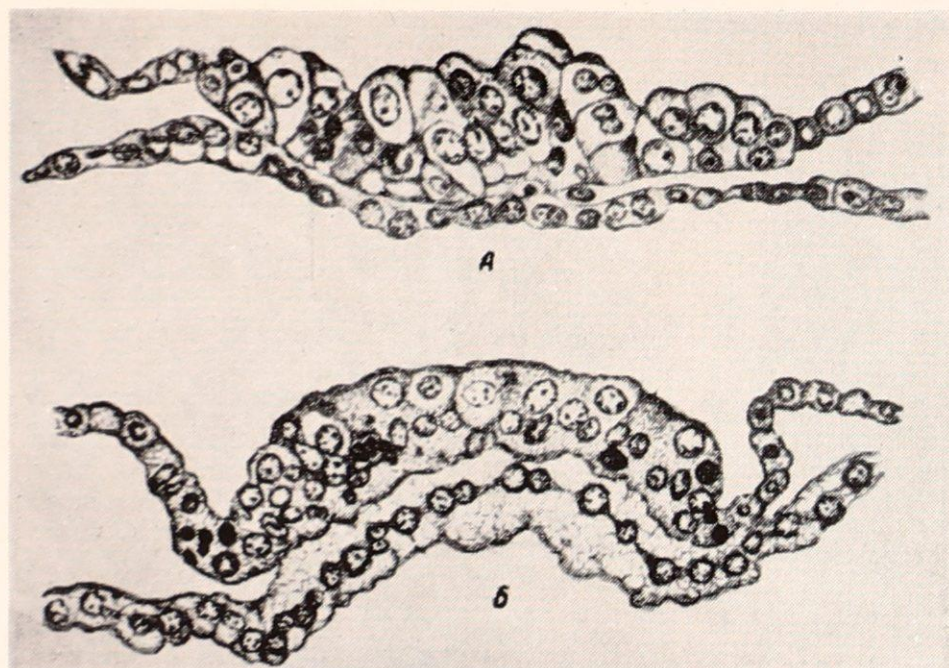


Рис. 97. Разрезы зародышевых дисков, проведенные продольно к длинной оси трофобластических пузырьков. А. Разрез зародышевого диска трофобластического пузырька. Зародышевый диск отчетливо делится на большую левую половину, связанную с энтодермой, и меньшую правую, которая представляет собой верхний слой зародышевого узла. Последний не успел после разворачивания зародышевого узла в зародышевый диск вступить в контакт с энтодермой: между этим участком зародышевого диска и энтодермой контакт отсутствует. Б. Разрез зародышевого диска трофобластического пузырька. Внешняя поверхность зародышевого диска выпуклая, что характерно для зародышевого диска пузырьков 15—16-х суток. Энтодерма на всем протяжении плотно связана с внутренней поверхностью зародышевого диска: 1 — зародышевый диск, 2 — трофобласт, 3 — энтодерма.

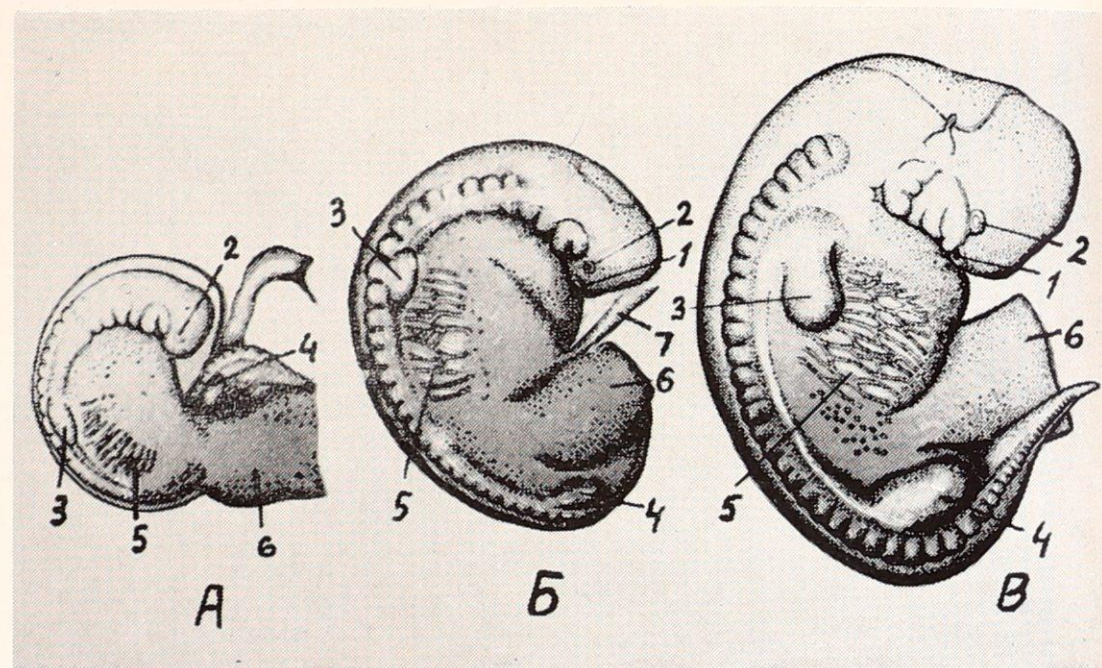


Рис. 98. Эмбриональное развитие коровы. А. Зародыш в возрасте 25 суток. Б. Зародыш 27 суток, вес 140 мг. В. Зародыш 30 суток, вес 295 мг. Обозначения: 1 — обонятельное отверстие, 2 — глаз, 3 — почка передней ноги, 4 — почка задней ноги, 5 — кровеносные сосуды стенки тела, 6 — пупочный канатик, 7 — стебелек желточного мешка.

Лошадь. Ранние стадии развития лошади изучены недостаточно. Ко времени овуляции в яичнике зрелый фолликул достигает 7 см в диаметре. Зрелые яйцевые клетки, изъятые из фолликулов лошади, описал Г. В. Паршутин (1950). Закономерность перемещения яйцеклеток в трубах лошади и дробление зиготы представлены в исследовании А. Н. Буйко и П. Н. Скаткина (1961). Блостоциста лошади описана А. Stopf (1940).

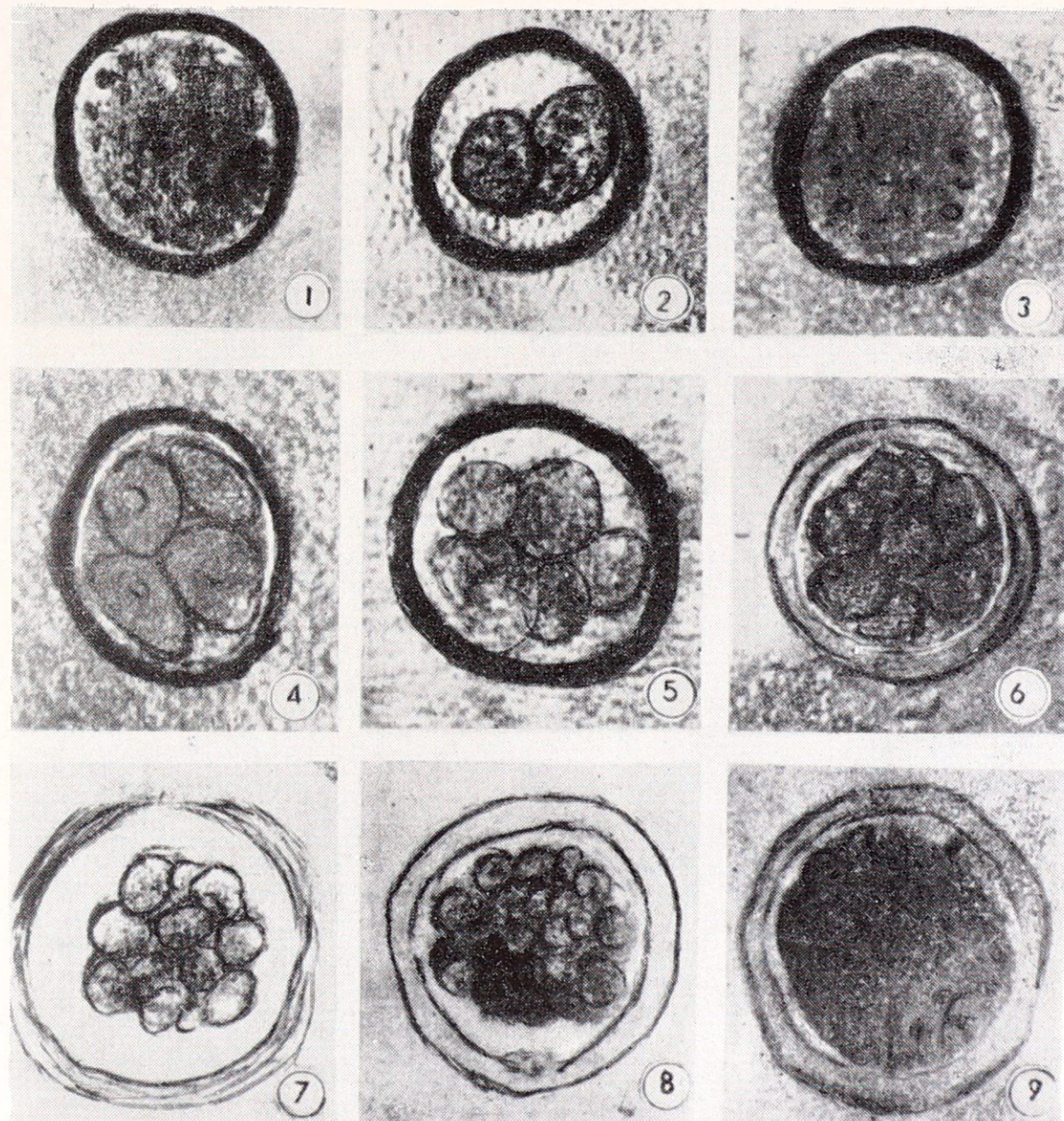
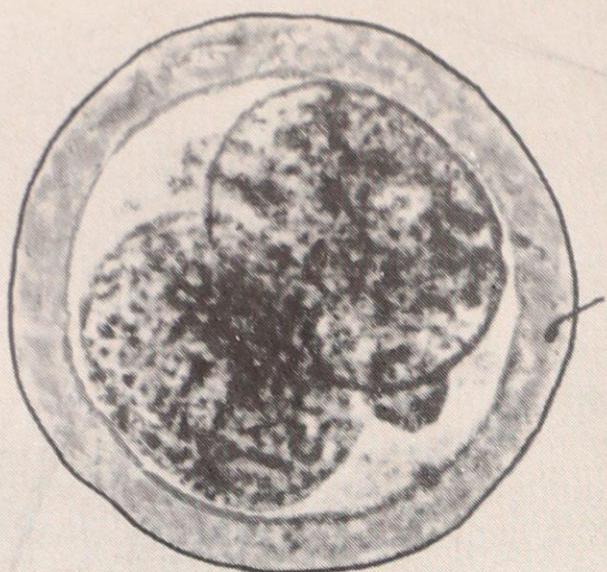
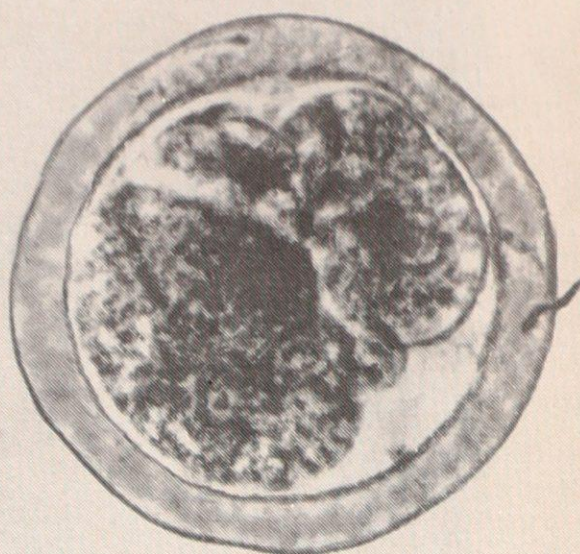


Рис. 99. Ранние стадии развития лошади. Яйцеклетки вымыты из маточных труб (А. Н. Буйко и П. Н. Скаткин, 1961). Рисунки реставрированы Б. П. Хватовым. Оплодотворение яйцеклетки лошади: 1 — в стадии грануляции желточных зерен — через 16 часов после овуляции, 2 — зигота в стадии 2 бластомеров — через 29 часов после овуляции, 3 — оплодотворенная яйцеклетка в стадии грануляции желточных зерен через 40 часов после овуляции, 4 — зигота в стадии 4 бластомеров — через 43 часа после овуляции, 5 — зигота в стадии 6 бластомеров — через 48 часов после овуляции, 6 — зигота в стадии 8 бластомеров — через 66 часов после овуляции, 7 — зигота в стадии 16 бластомеров — через 88 часов после овуляции, 8 — зигота в стадии 32 бластомеров — через 96 часов после овуляции, 9 — зигота в стадии морулы извлечена из вершины рога матки через 124 часа после овуляции.

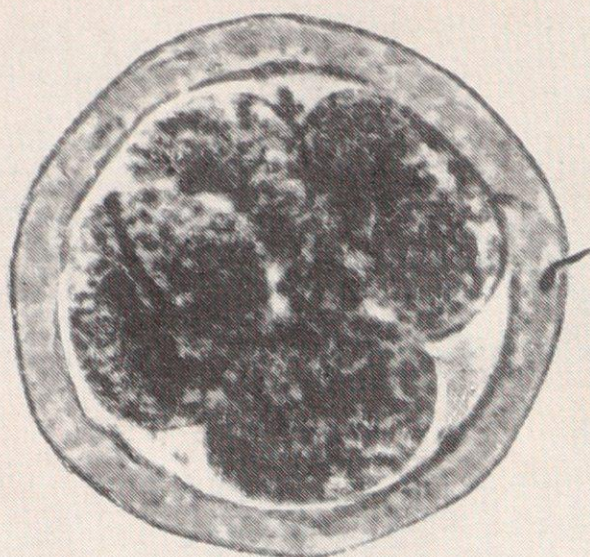
РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ОБЕЗЬЯНЫ



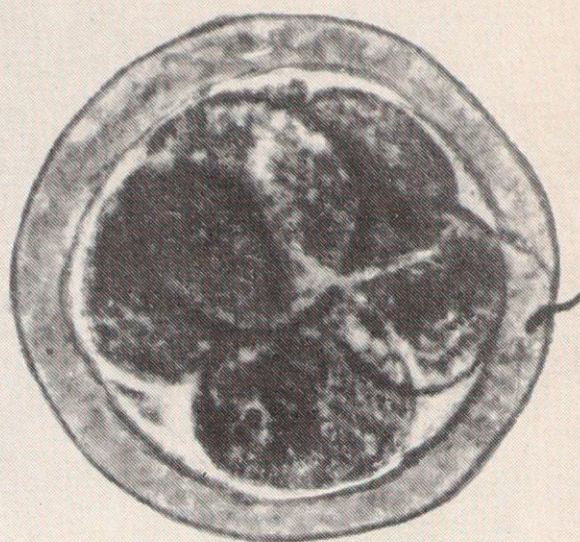
A



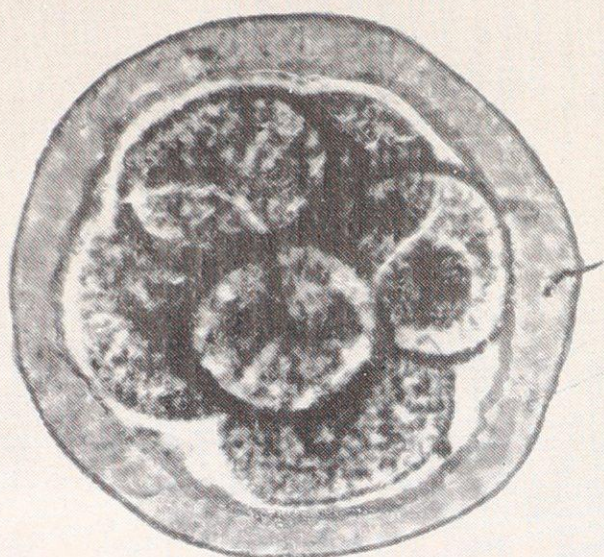
B



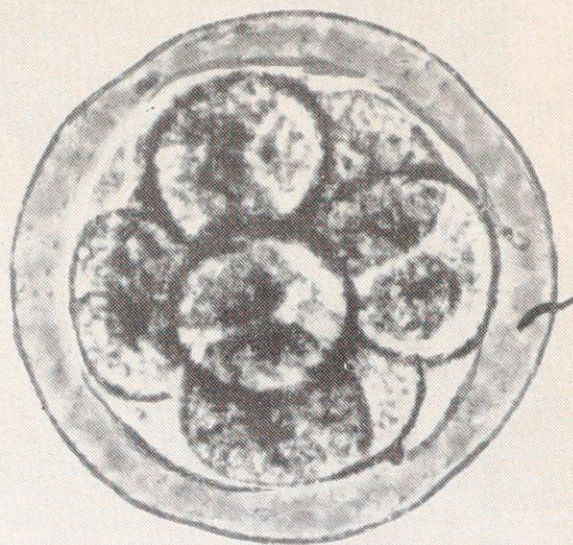
C



D



E



F

←
Рис. 100. Микрофотографии (ув. $\times 300$) живой оплодотворенной клетки обезьяны, показывающие процесс ее дробления (по Lewis and Hartman, Carnegie Cont to Emb., v. 24, 1933). Зигота получена при промывании маточных труб, культивировалась в плазме. Ее рост регистрировался при помощи микрокино съемки. Каждое изображение — один увеличенный кадр фильма.

А — стадии 2 клеток примерно через $29\frac{1}{2}$ часа после овуляции;

В — стадии 3 клеток примерно через $36\frac{1}{2}$ часа после овуляции;

С — стадии 4 клеток примерно через $37\frac{1}{2}$ часа после овуляции;

Д — стадии 5 клеток примерно через $48\frac{1}{2}$ часа после овуляции.

Е — стадии 6 клеток примерно через $48\frac{1}{2}$ часа после овуляции;

Ф — стадии 8 клеток через 50 часов после овуляции (стадия 7 клеток длится 3 мин.).

В завершение данного раздела считаем необходимым отметить, что процесс оплодотворения и развития зигот у млекопитающих животных основывается на небольшом материале. При сравнении иллюстраций видны некоторые общие закономерности развития, но одновременно выявляются различия, особенно касающиеся проникновения сперматозоидов в яйцо, их количества и расположения в оболочке и цитоплазме. Остается еще не выясненным функциональное значение этих сверхчисленных сперматозоидов. Неясен и вопрос об образовании пронуклеусов и их «слиянии». Мы привели некоторые новые данные о «слиянии» пронуклеусов, основанные на непосредственных наблюдениях. При этом отмечаются отклонения, возможно, влекущие за собой в дальнейшем хромосомные аномалии. Эти данные имеют прямое отношение к материалам об оплодотворении у человека.

Сравнительные данные морфологии яйцеклеток и процесса дробления указывают на различия в строении оболочки яйца и динамике дробления у разных представителей млекопитающих. Кроме того, следует обратить внимание на указания А. В. Квасницкого (1958), основанные на изучении раннего эмбриогенеза свиньи (Л. А. Конюхова, 1956), что нормальной следует считать в зиготе такую конфигурацию бластомеров, которая обеспечивает наиболее тесный их физический и физиологический контакт, когда бластомеры лежат очень плотно и занимают минимальный объем. Смещение бластомеров нарушает нормальное физиологическое развитие зародыша. Наши данные (Б. П. Хватов, В. Б. Хватов, 1965) об объемных взаимоотношениях частей (оболочек, бластомеров, перивителлинового про-

странства) дробящихся яйцеклеток отличаются у животных и человека¹. Эти сведения говорят о необходимости изучения отклонений при асинхронности дробления в различные периоды раннего развития.

Объемный анализ зародышей свиньи и коровы

Стадия	Объем яй- ца с обо- лочкой	Объем оболочки	Объем яй- ца с обо- лочкой	Бластомеры				Сумма бласто- мер	Объем пе- ривителли- нового простр.
				1-й	2-й	3-й	4-й		
Свинья, 2 бласто- мера	5083,3 100 %	1187,7 33 %	3394,6 67 % 100 %	927	927			1854 36,4 % 54 %	1540,6 30,6 % 46 %
3 бласто- мера	5960,5 100 %	2382 39,5 %	3586,5 60,52 % 100 %	622,7	605,5	1123		2351,2 39 % 65 %	1238,3 21,5 % 35 %
4 бласто- мера	5803,5 100 %	1585,5 27,3 %	4218 72,7 % 100 %	484,7	523,3	434,3	427	1869,3 32 % 44,5 %	2348,7 40,7 % 55,5 %
Корова, 2 бласто- мера	407,51 100 %	159,3 40 %	248,3 60 % 100 %	71,5	89,4			160,9 40 % 65 %	87,9 20 % 35 %
3 бласто- мера	572 100 %	193,7 33,8 %	388,3 66,2 % 200 %	36	33,0	46,1		115,6 20,2 % 29 %	272,7 46 % 71 %
8 бласто- меров	484,7 100 %	221,8 41 %	262,9 54 %	172	22,3				

¹ См. также книгу Б. П. Хватова и Ю. Н. Шаповалова (1969).

Объемный анализ зародышей кролика и собаки*

Объект, стадия	Объем яйца с оболочкой	Объем оболочки	Объем яйца без оболочки	Объем бластомеров	Объем перивителлинового пространства
Кролик, 2 бласто- мера	89,4 100 %	35,1 39 %	5363 61 % 100 %	29,5 33 % 55 %	24,8 28 % 46 %
Кролик, морула	192,1 100 %	89,3 37 %	101,9 53 %	1 бластомер 1,66 1 бластомер 0,86 %	
Собака, морула	13 200 100 %	8000 60 %	5300 40 %	1 бластомер 15	

* Результаты даны в условных единицах, а соотношение между частями зародыша — в процентах ко всему объекту.

Особое значение имеют данные об исследованиях, связанных с цитохимическими сдвигами и изменениями в период раннего развития зиготы и зародышей млекопитающих и человека. Однако они не включены в альбом в связи со сложностью их демонстраций и некоторой противоречивостью материалов. Исследования (рисунки) А. М. Dalcq (1955) комментированы в недавней публикации Е. А. Пожидаева (1967). Имеются также специальные работы Л. И. Павлова (1959), В. Р. Khvatov a. J. N. Shapovalov (1963), Lutwak-Mann (1959), Ц. Такева (1968), A. G. Hadjioloff и Z. Takeva (1968). Упомянутые исследования проведены главным образом на лабораторных грызунах.

ЧАСТЬ III

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ
ЧЕЛОВЕКА

О раннем периоде развития человека имеются крайне ограниченные сведения. До настоящего времени не разработаны методы точного определения момента овуляции.

Половой цикл женщины исчисляется началом менструации. При этом полагают, что чаще всего овуляция происходит между 7 и 14 днем от начала менструации. Более точно половой цикл женщины определяется методом вагинальных мазков и колебаниями ректальной температуры. При осмотре яичников в них выявляются зрелые фолликулы, достигающие 1,5 см в диаметре. Овулировавшие фолликулы имеют весьма характерный вид (рис. 101). В этот период яйцеклетку можно обнаружить в маточной трубе. По нашим данным, яйцеклетки перемещаются в маточных трубах в течение 4 дней, затем проникают в матку. Оплодотворение совершается в абдоминальном отделе трубы. Через 18 — 20 часов после проникновения в яйцо сперматозоидов наблюдается образование пронуклеусов и их слияние. Оплодотворение вне организма наблюдали Shettles (1953 — 1960), Г. Н. Петров (1955, 1959). Яйцеклетки на стадии оплодотворения в трубах были обнаружены и описаны нами (рис. 109—111). Dickmann с соавторами (1965) и Zamboni (1966) также представили иллюстрации яйцеклеток человека в стадии сближения пронуклеусов (рис. 108).

Развитие человека в период дробления известно по единичным образцам из коллекции Балтимора. Некоторые наиболее четкие фотографии из нее представлены ниже (рис. 112). Как видно, известны только единичные ранние зародыши человека на стадии дробления. Они добыты путем промывания маточных труб во время операций. Два зародыша на стадии бластоцисты извлечены из матки.

Серия ранних зародышей дополнена обнаруженными нами ранними зародышами в возрасте 4,5—5 дней на стадии бластоцисты (рис. 117).



Рис. 101. Яичник женщины, содержащий свежеевулировавший фолликул (препарат Л. С. Георгиевской).

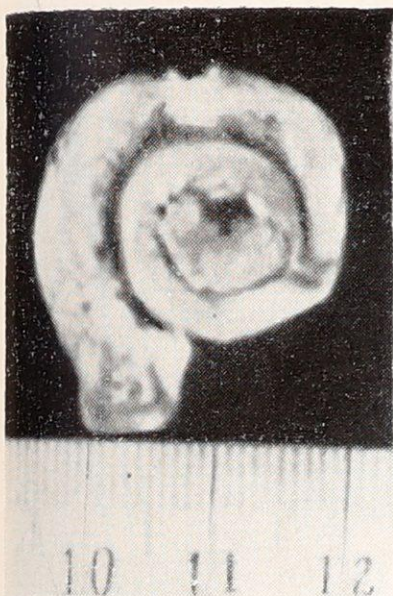


Рис. 102. Яйцевод женщины, для исследования (приготовление серийных препаратов) свернутый в «улитку».

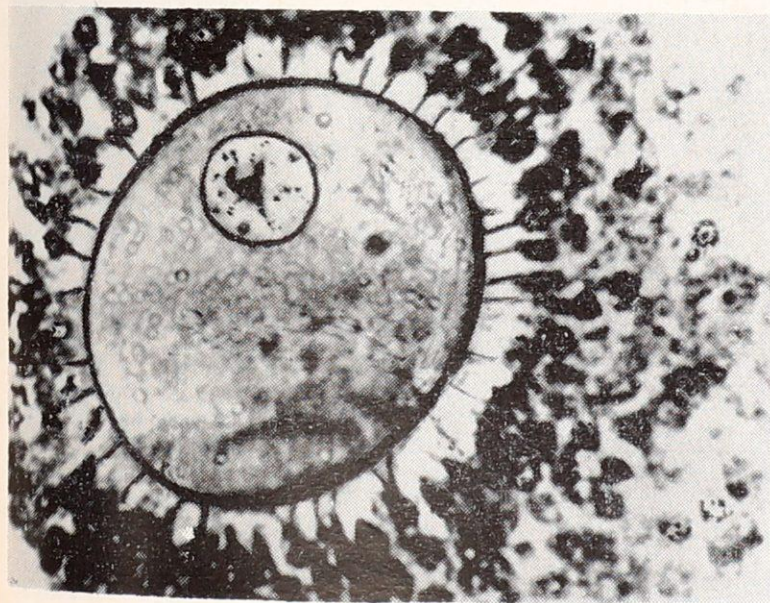


Рис. 103. Яйцеклетка из зрелого (0,8 см в диаметре) фолликула яичника женщины. Окраска пиронином-метилловым зеленым по Унна. Локализация РНК в ядрышке, овоплазме и клетках яйценосного бугорка.



Рис. 104. Слизистая оболочка маточной трубы женщины.



Рис. 105. Участок слизистой оболочки фимбрий трубы на месте перехода цилиндрического эпителия в мезотелий.

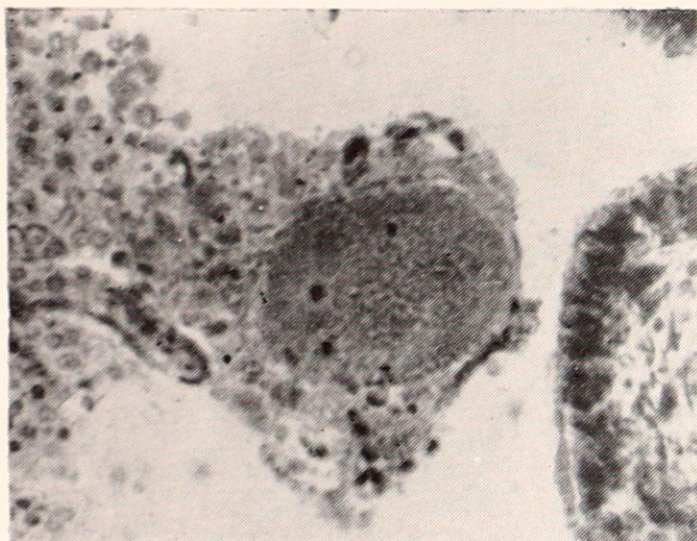
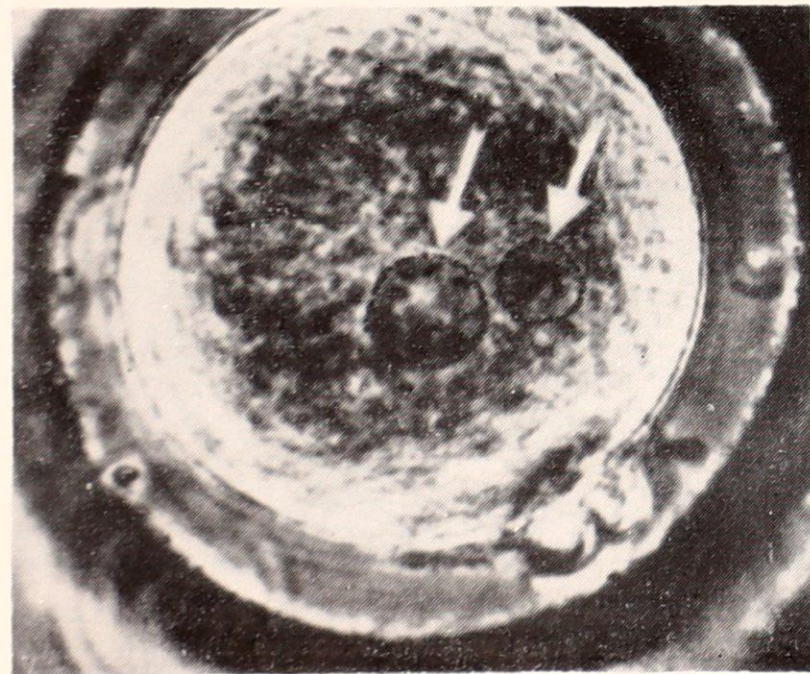
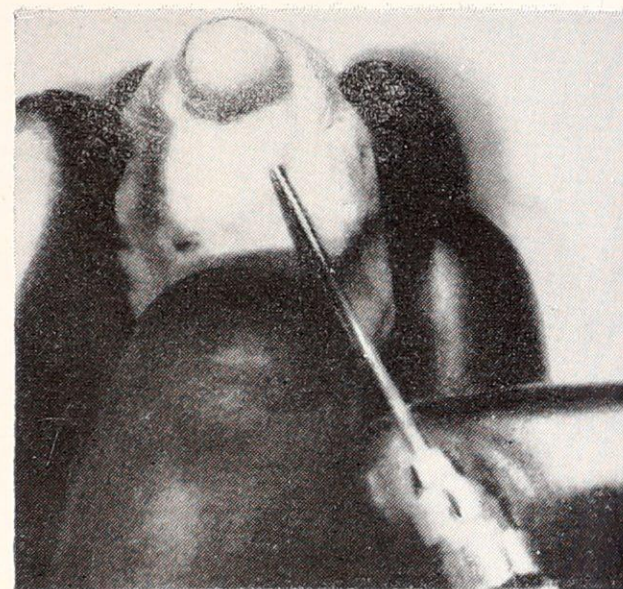


Рис. 106. Яйцеклетка в трубе женщины.

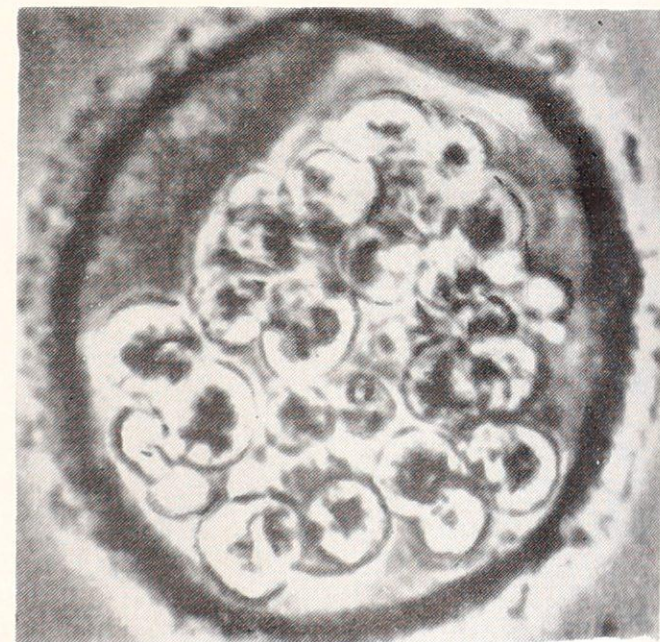
А

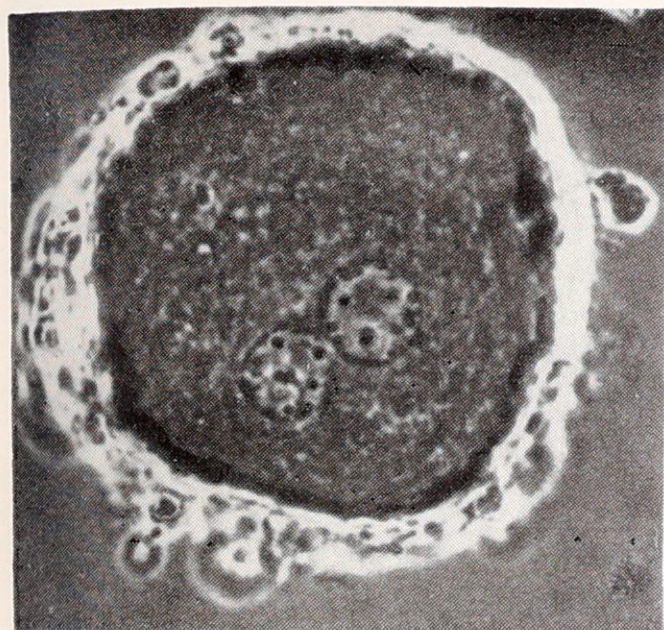


Б

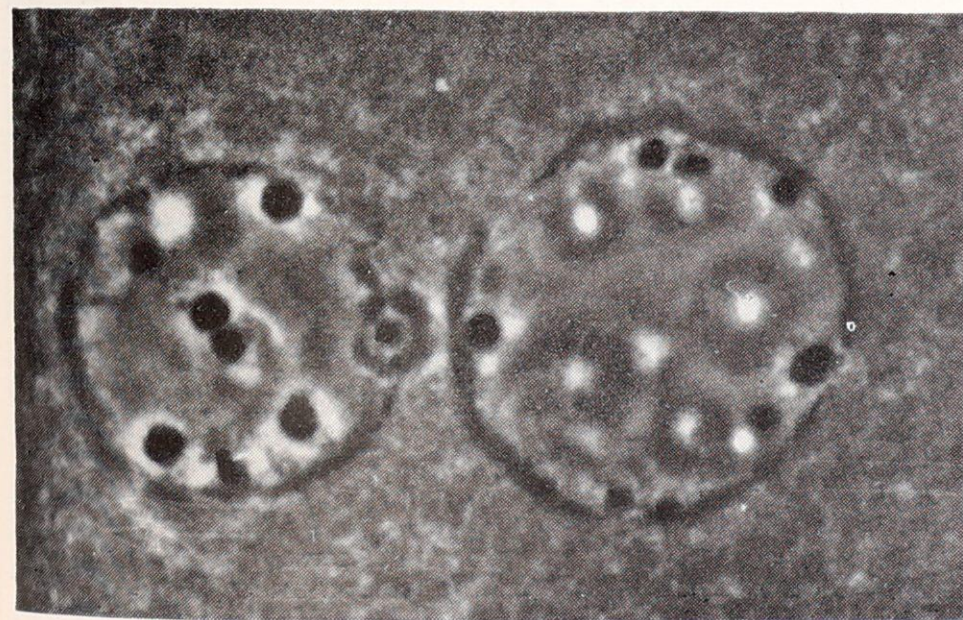
Рис. 107. Оплодотворение по Shettles. А. Извлечение шприцем яйцеклетки из яичника. Б. Оплодотворение вне организма. Стадия сближения пронуклеусов. В. Дробление яйцеклетки человека вне организма.

В

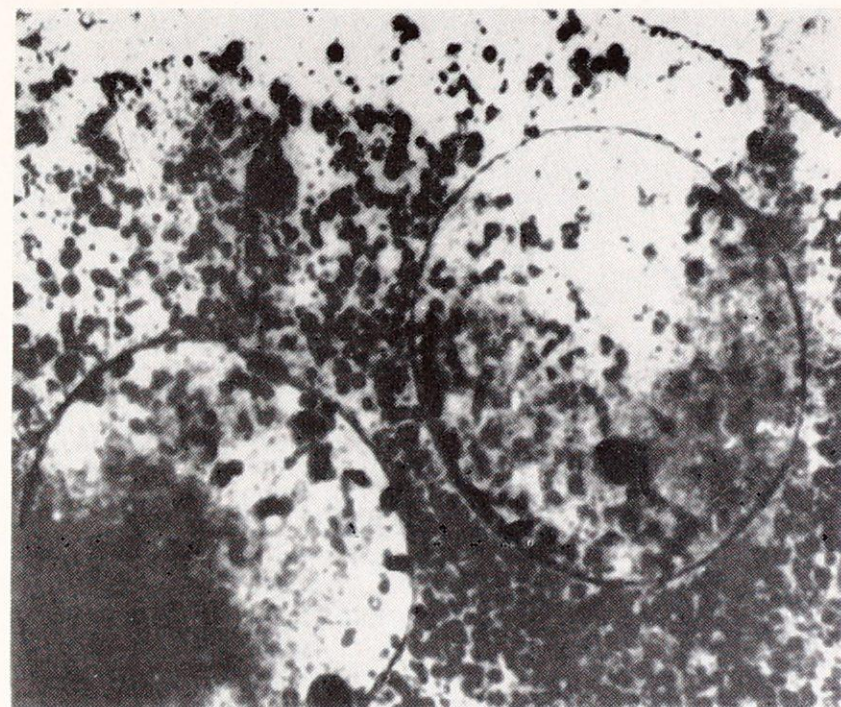




A

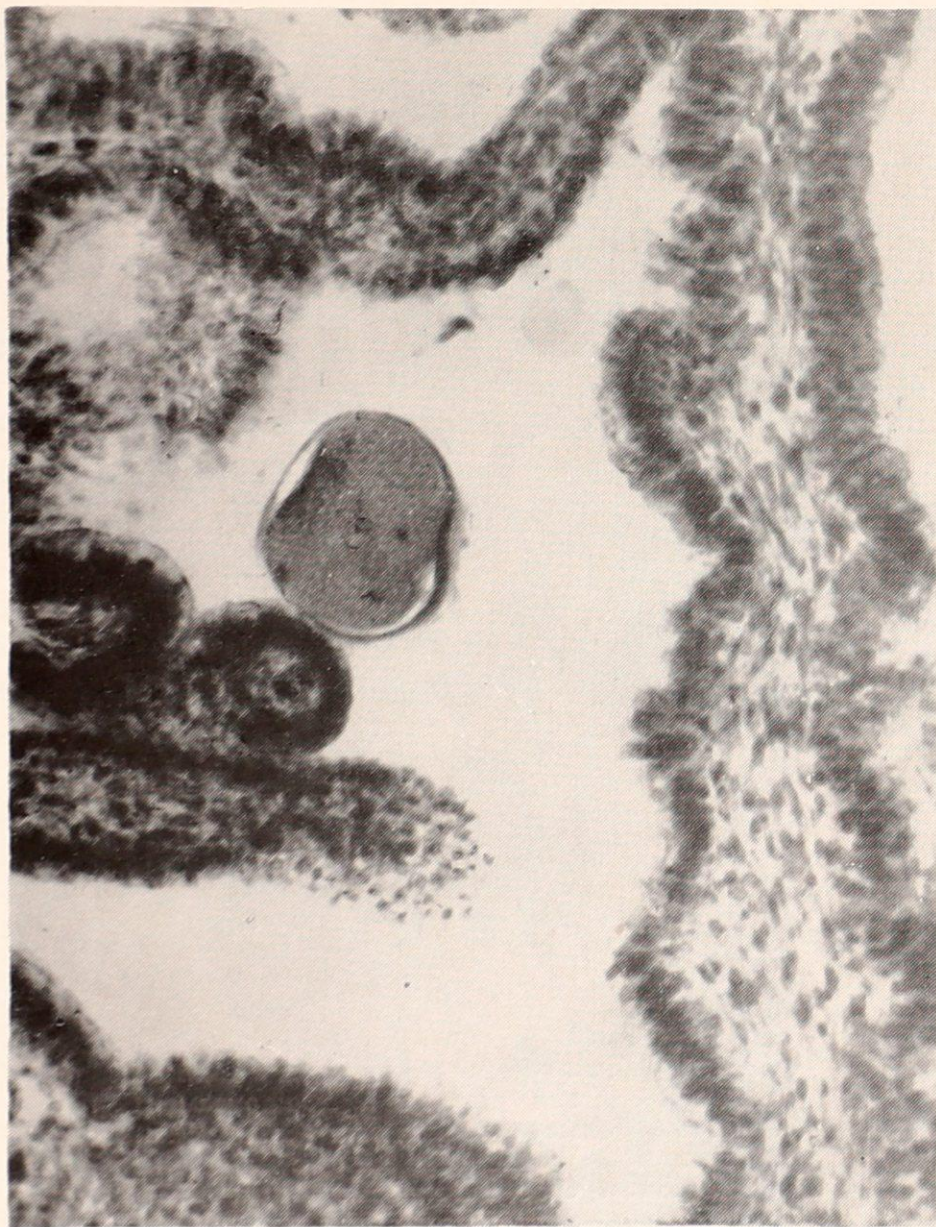


Б

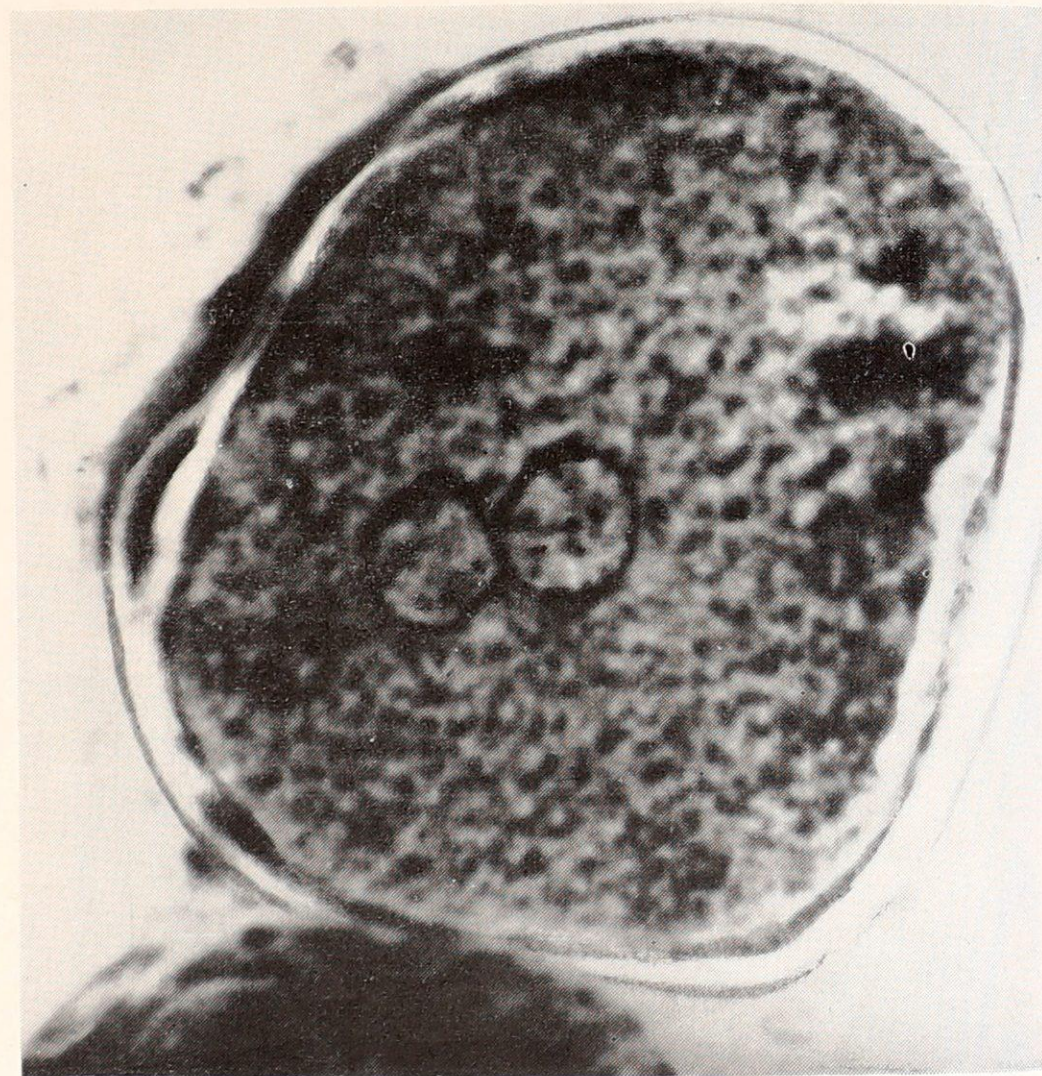


В

Рис. 108. Яйцеклетка человека, извлеченная из яйцевода. А. Общий вид яйца с 2 пронуклеусами. Б. Пронуклеусы при большом увеличении (по Dickmann с соавт., 1965). В. Часть оплодотворенного яйца человека. В кортикальном слое цитоплазмы видны 2 пронуклеуса. Электрон. микроскоп, ув. $\times 3000$ (по Zamboni и др., 1966).



а



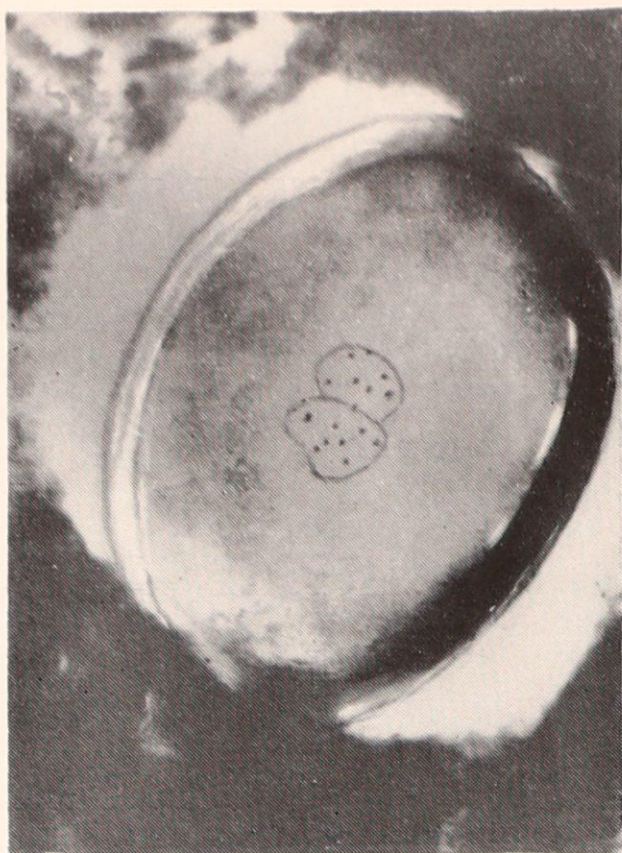
б

Рис. 109. Оплодотворение у человека. Яйцеклетка в трубе на стадии сближения пронуклеусов при малом (а) и большом (б) увеличении.

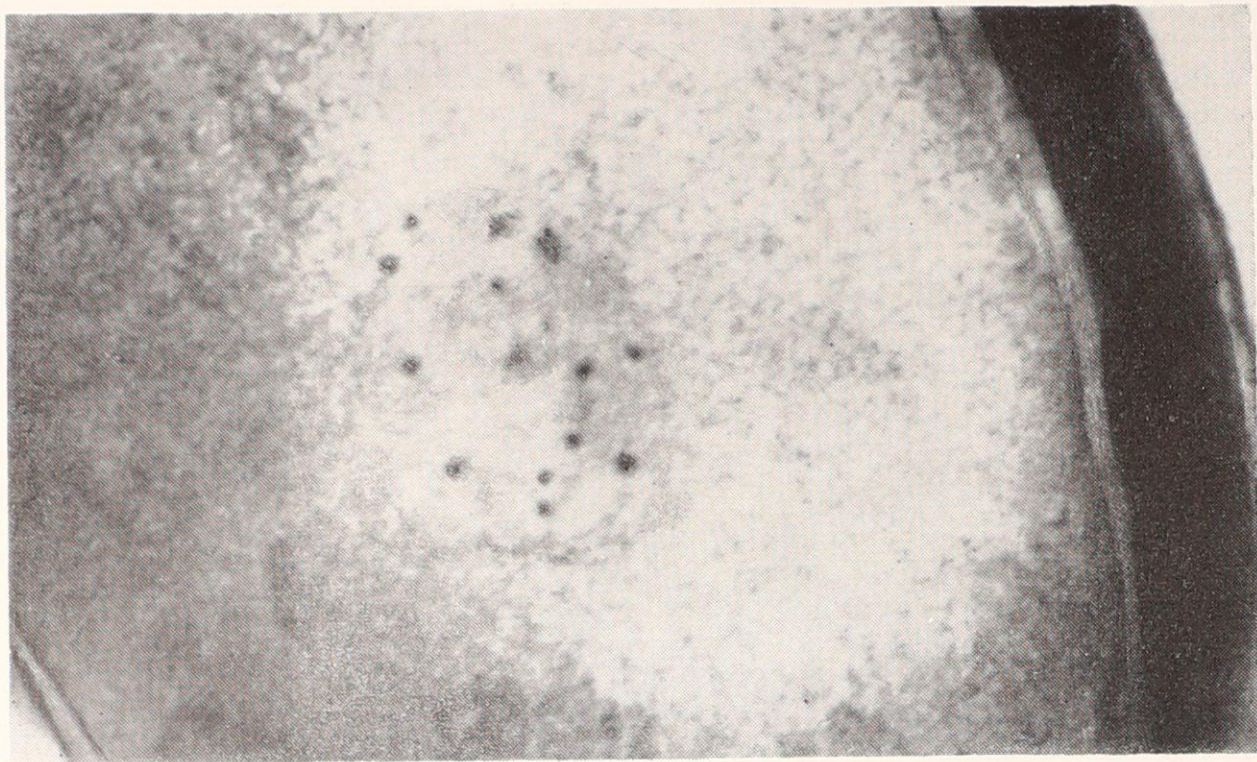


Рис. 110. Яйцеклетка в трубе женщины на стадии сближения пронуклеусов.

Рис. 111. Оплодотворение у человека. Слияние пронуклеусов при малом (А) и большом (Б) увеличении.



А



Б

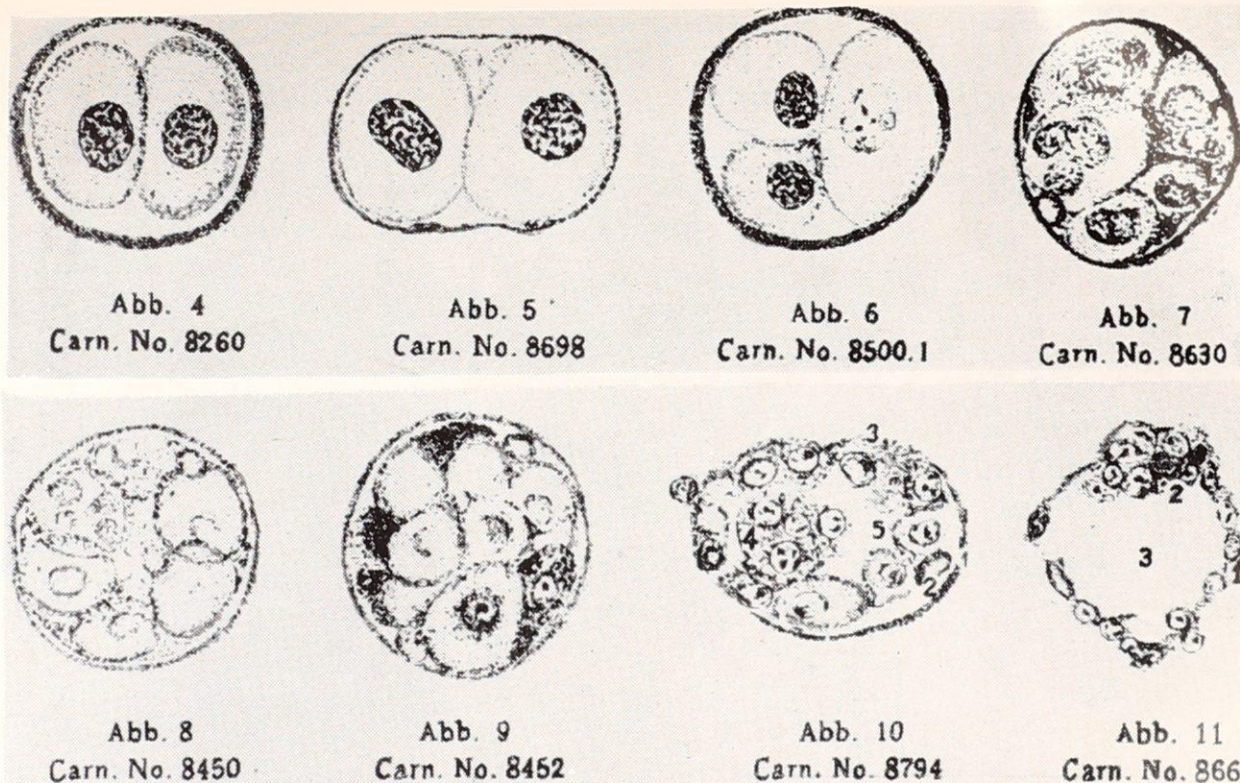


Рис. 112. Ранние стадии развития человека (из коллекции Балтимора; по Mazanec). Carn. № 8260 и № 8698 — яйца на стадии 2 бластомеров, описанные Rock, Menkin, Hertig, Adams, Mulligan. Carn. № 8500 — яйцо на стадии 3 бластомеров, описанное Rock и Menkin. Carn. № 8630 и Carn. № 8450 — яйца на стадии 8 бластомеров и яйцо Carn. № 8452 — на стадии 11 — 12 клеток, описанные Rock, Hertig, Adams. Следует отметить, что последние три яйца имеют явные признаки отмирания. Нормальные бластоцисты: Carn. № 8794 из 58 клеток и Carn. № 8663 из 107 клеток, описанные Rock, Hertig, Adams.

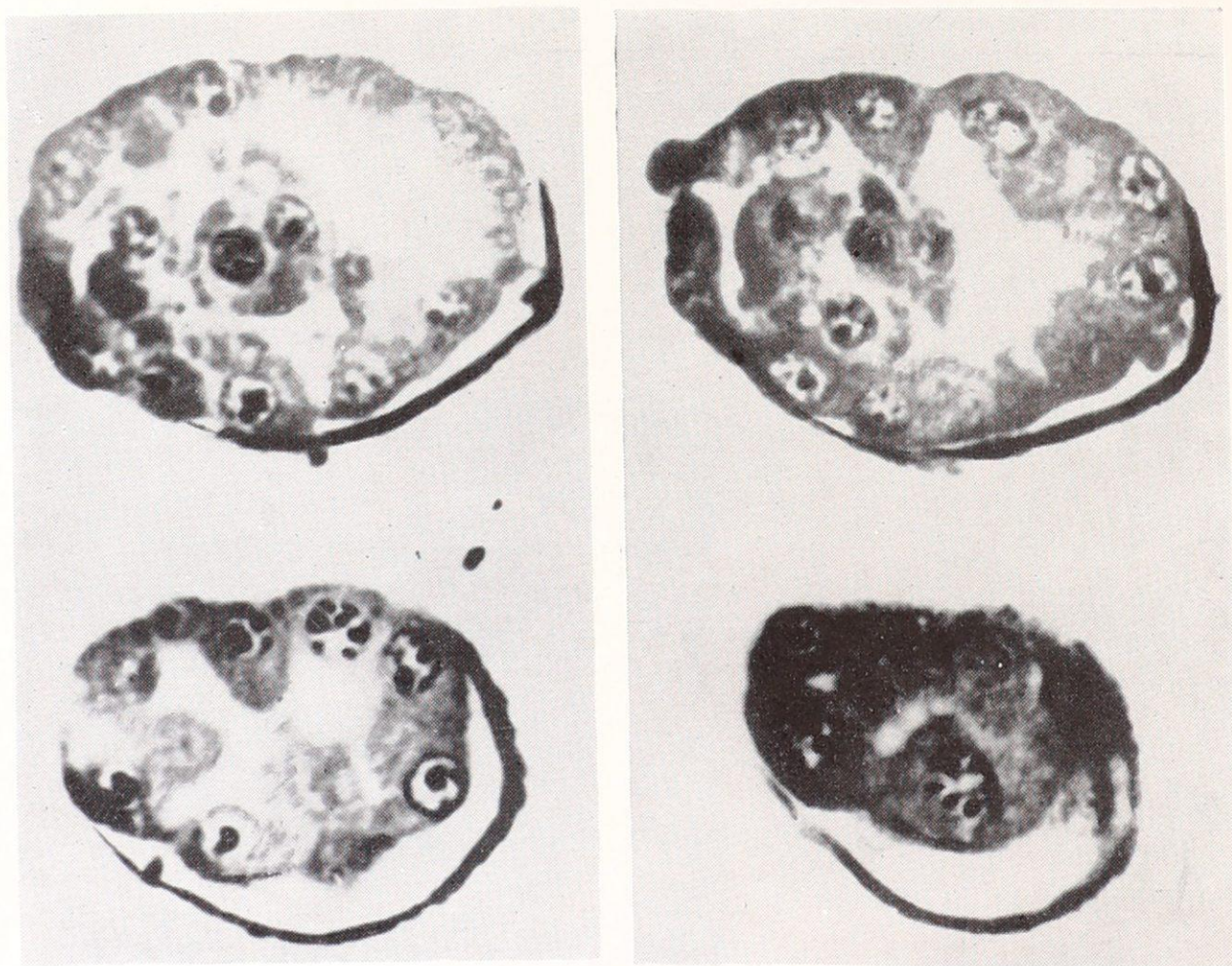
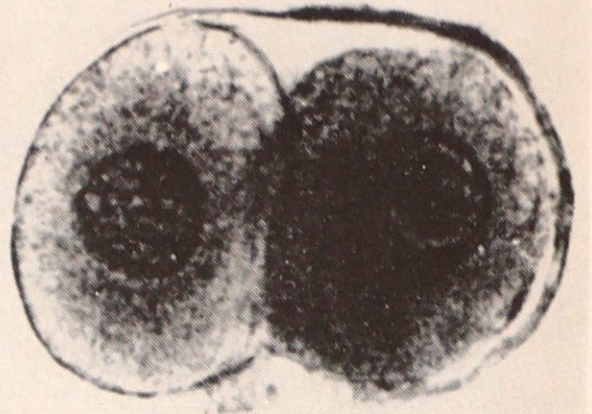
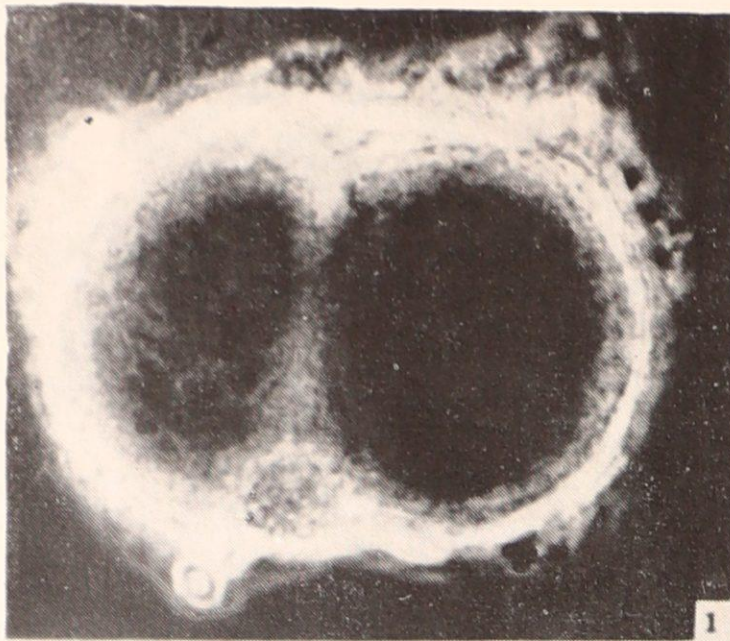
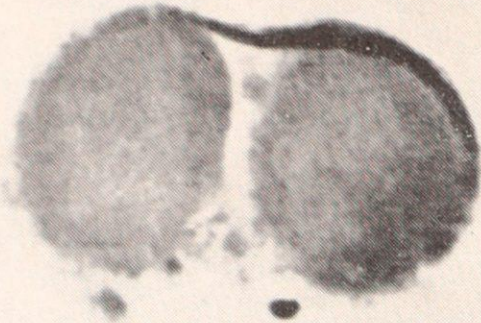


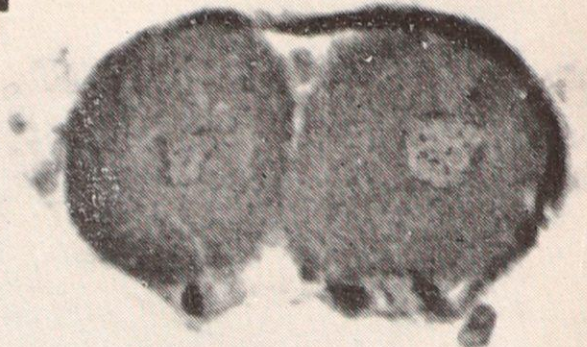
Рис. 113. Зародыш человека на стадии 58 клеток (из Hertig и др.).



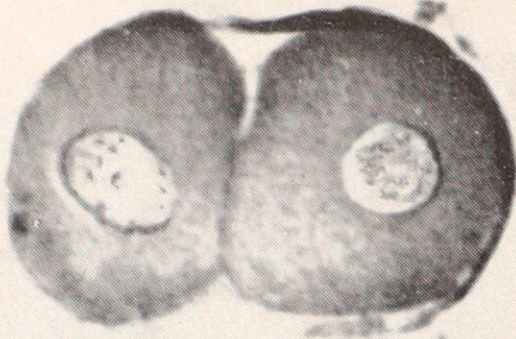
2



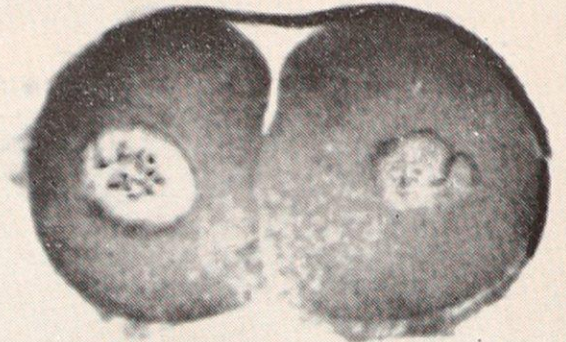
3



4



5



6

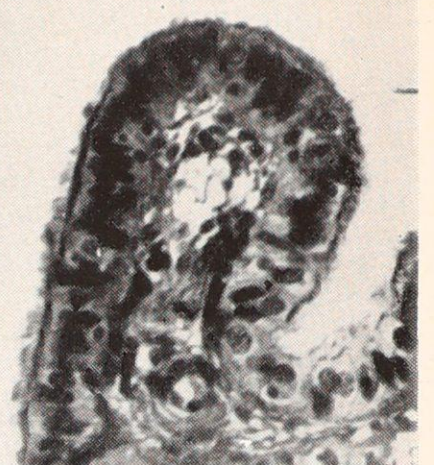
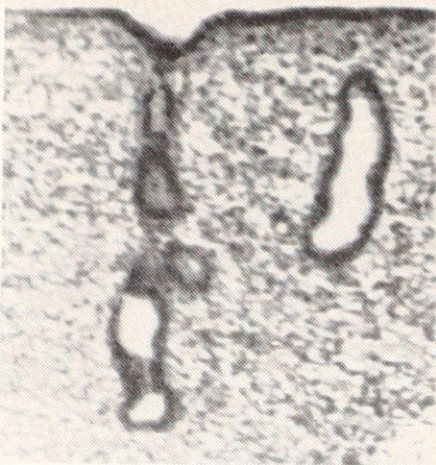


Рис. 114. Зародыш человека на стадии 2 бластомеров по Hertig, Rock и др. Тотальный препарат (1) и срезы яйцеклетки (2—6). Состояние слизистой оболочки матки женщины, у которой из трубы было вымыто яйцо (7—9).

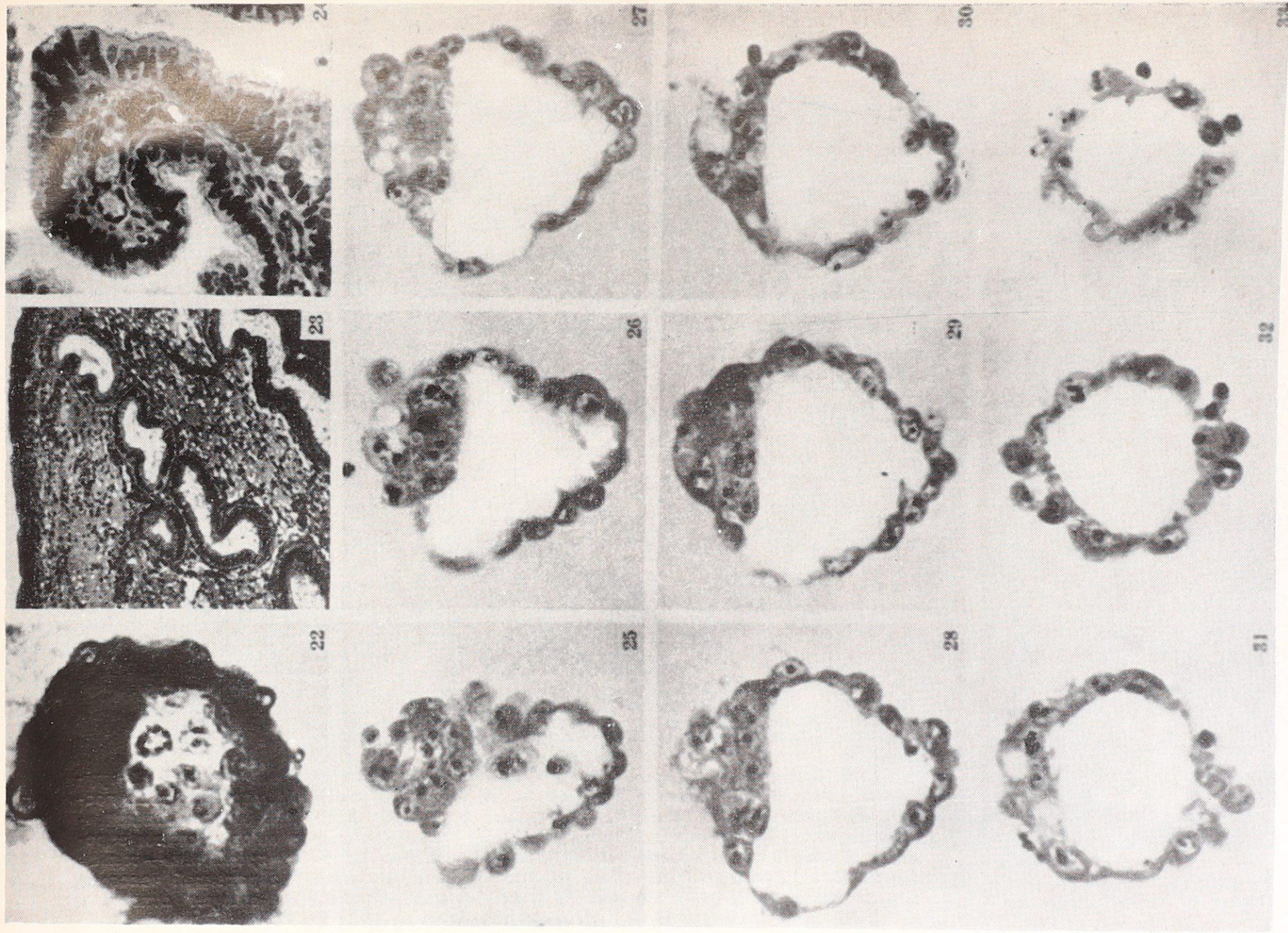


Рис. 115. Зародыш человека из 107 клеток на стадии бластоцисты. Тотальный препарат (22) и тонкие срезы бластоцисты (25—23). Слизистая оболочка матки женщины, у которой был обнаружен зародыш.

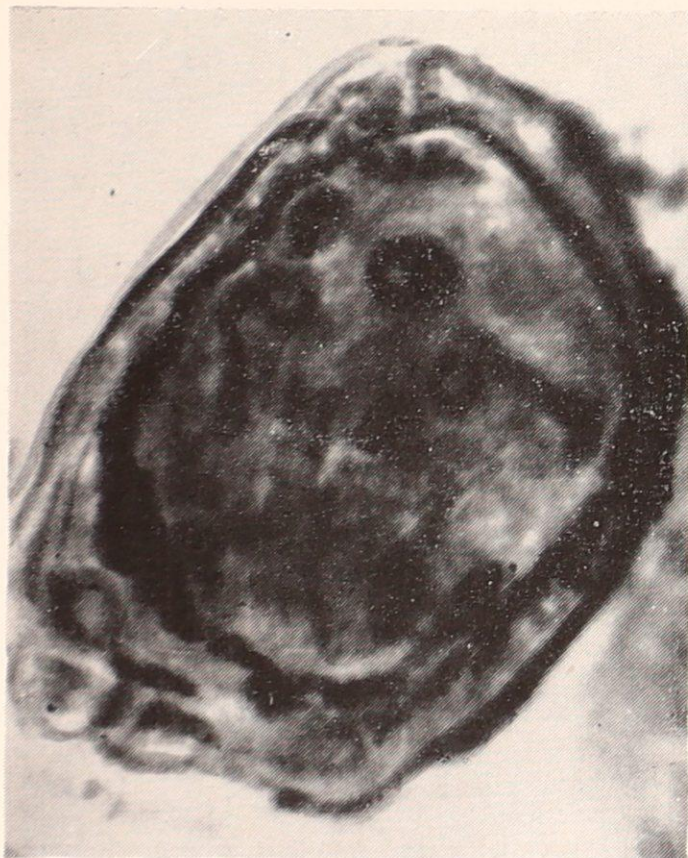


Рис. 116. Зародыш, обнаруженный в трубе женщины. Стадия ранней бластоцисты (оригинал).

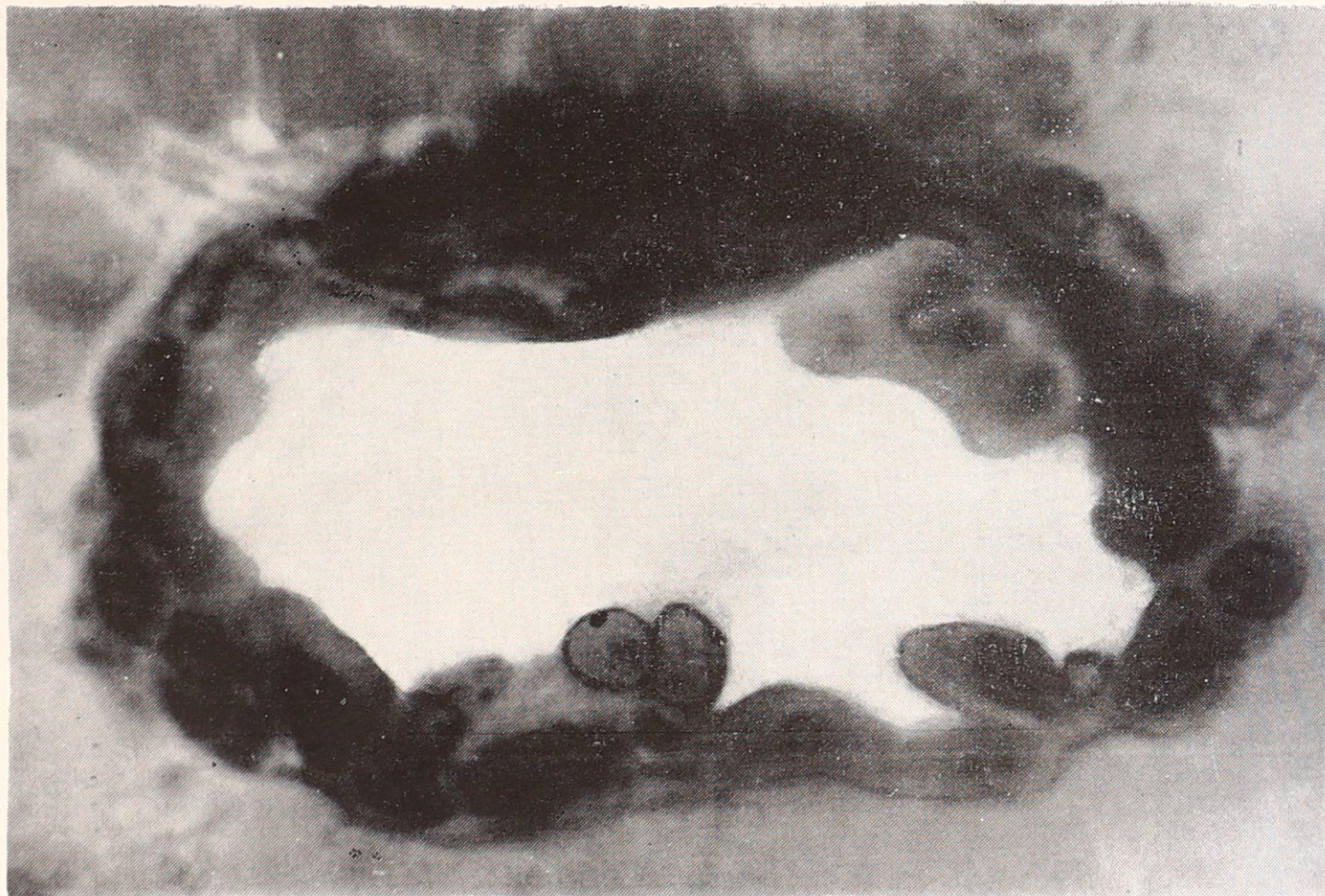


Рис. 117. Зародыш 4,5 суток на стадии бластоцисты, обнаруженный в маточной трубе женщины. Видна также складка слизистой оболочки трубы. Размер зародыша после фиксации $126 \times 100 \times 70$ микрон. Зародыш состоит из 100 клеток, еще не имплантировался и свободно лежит в просвете трубы. Установлено, что многие клетки зародыша имеют ядра, в которых обнаруживаются глыбки полового хроматина — тельца Барра. Эти данные указывают на то, что половой хроматин у зародышей человека определяется на ранних стадиях развития. Описанный зародыш следует отнести к женскому полу.

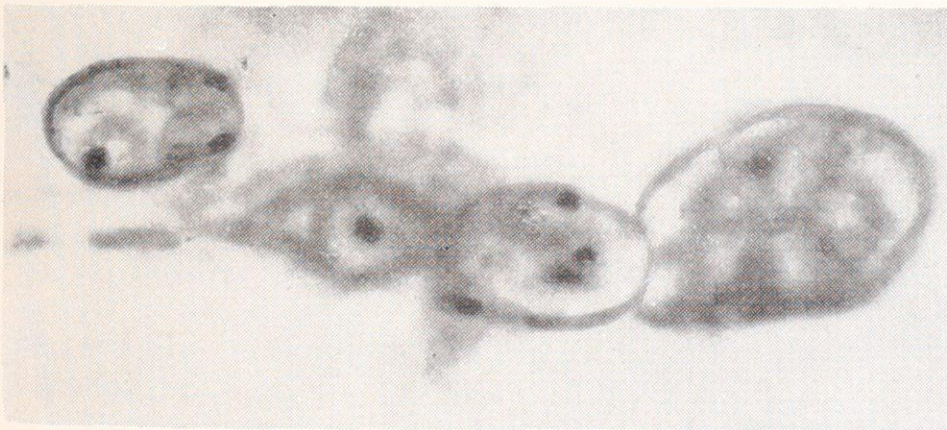
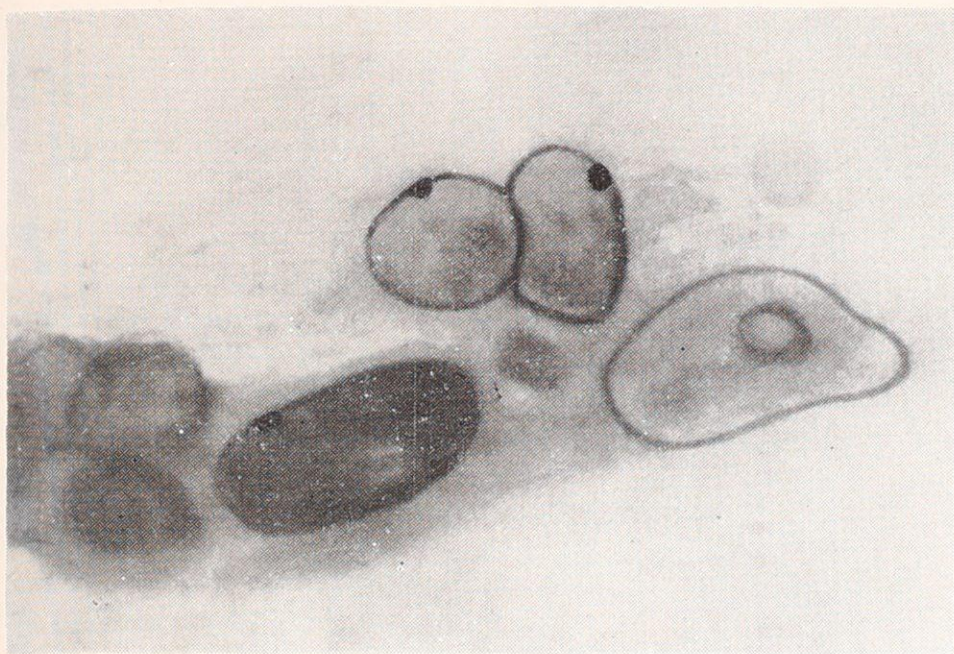


Рис. 118. Половой хроматин в ядрах темных и светлых клеток бластоцист.



Рис. 119. Зародыш на стадии бластодермического пузырька в возрасте 5—6 суток. Начальная стадия имплантации.

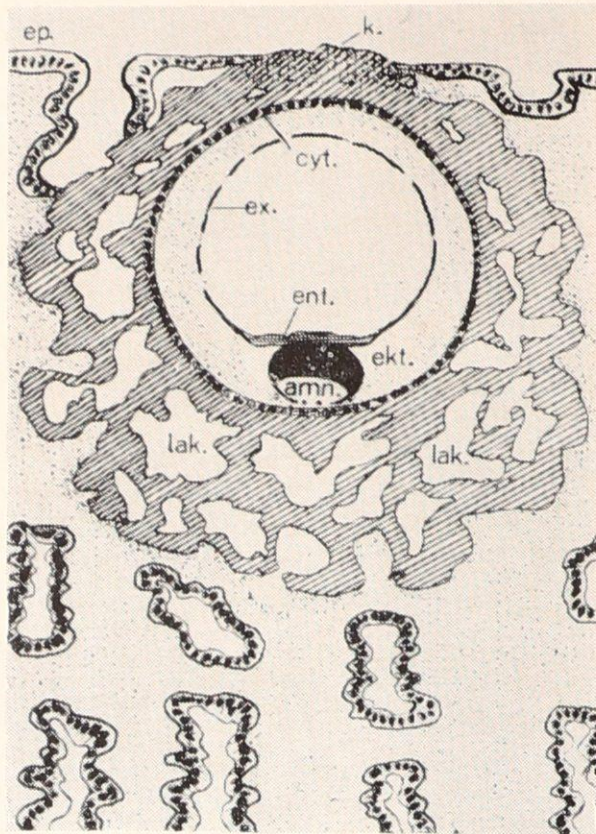
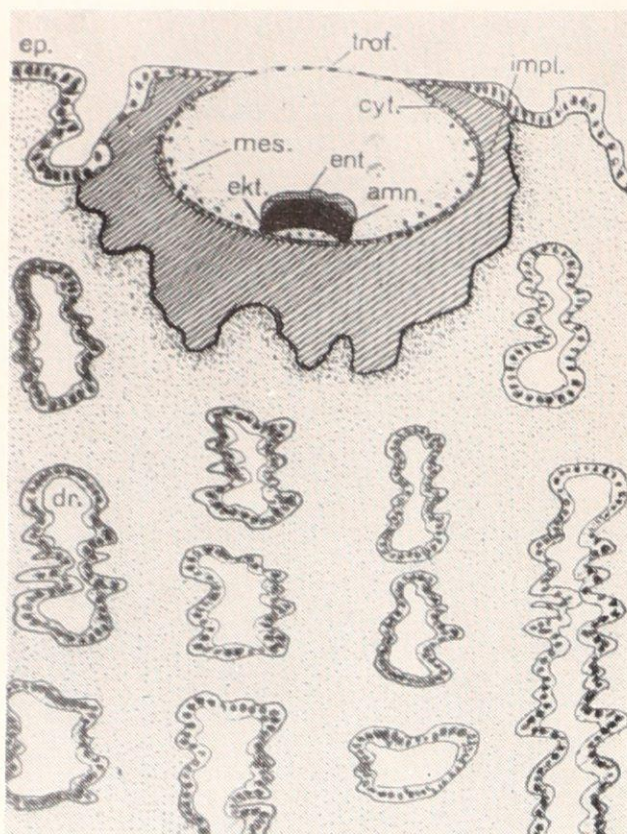
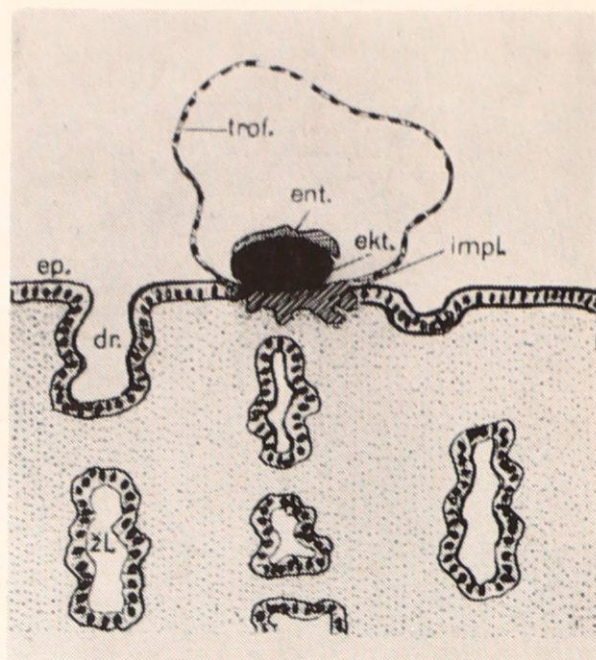
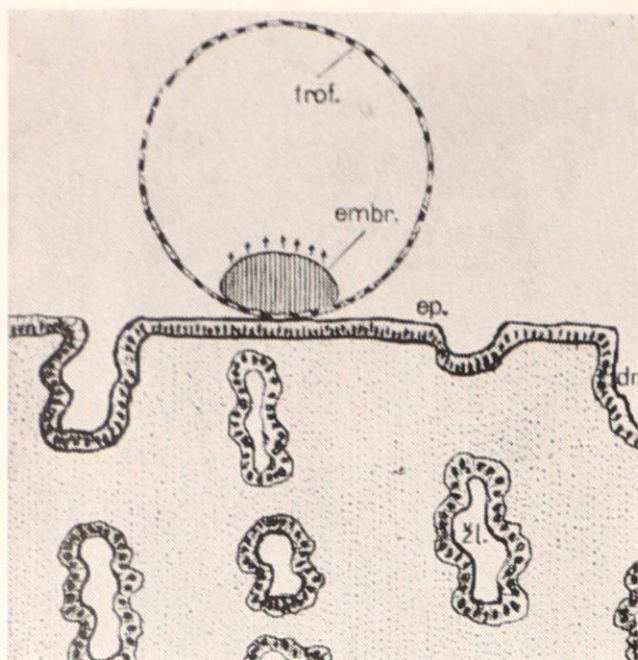


Рис. 120. Схематическая картина имплантации бластоцисты человека и возникновения амниотического и желточного мешка (по Мазанец, сокращенно). amn. — амниотический пузырек. cyt. — цитотрофобласт, ch. m. — хориальная пластинка. dr. — маточные железы. ds. — желточный мешок. ekt. — эктодерма. embr. — эмбриобласт. ent. — энтодерма. ep. — эпителий слизистой оболочки матки. ex. — экзоцеломическая мембрана. impl. — имплантационный плазмодиотрофобласт. lak. — лакунки. mes. — мезобласт (внезародышевая мезодерма). p. ch. r. — первичные ворсинки хориона. trof. — трофобласт.

В настоящее время в распоряжении эмбриологов имеются два 7,5-дневных зародыша человека, описанных Гертгом и Рокком. Один из них представлен на рис. 121. Блостоциста в этом возрасте больше чем наполовину погружена в слизистую оболочку матки (имплантирована), причем часть трофобласта, внедрившаяся в слизистую оболочку, быстро разрастается. Поверхностная, еще не внедрившаяся, часть трофобласта состоит из одного слоя вытянутых недифференцированных клеток. В этом возрасте отмечается появление эктодермы зародышевого щитка и образование амниотического пузырька, дно которого составляет эктодерма зародышевого щитка. По периферии погружающегося зародыша происходит регенерация эпителия матки, который вместе с подлежащей соединительной тканью постепенно закрывает имплантационное отверстие.

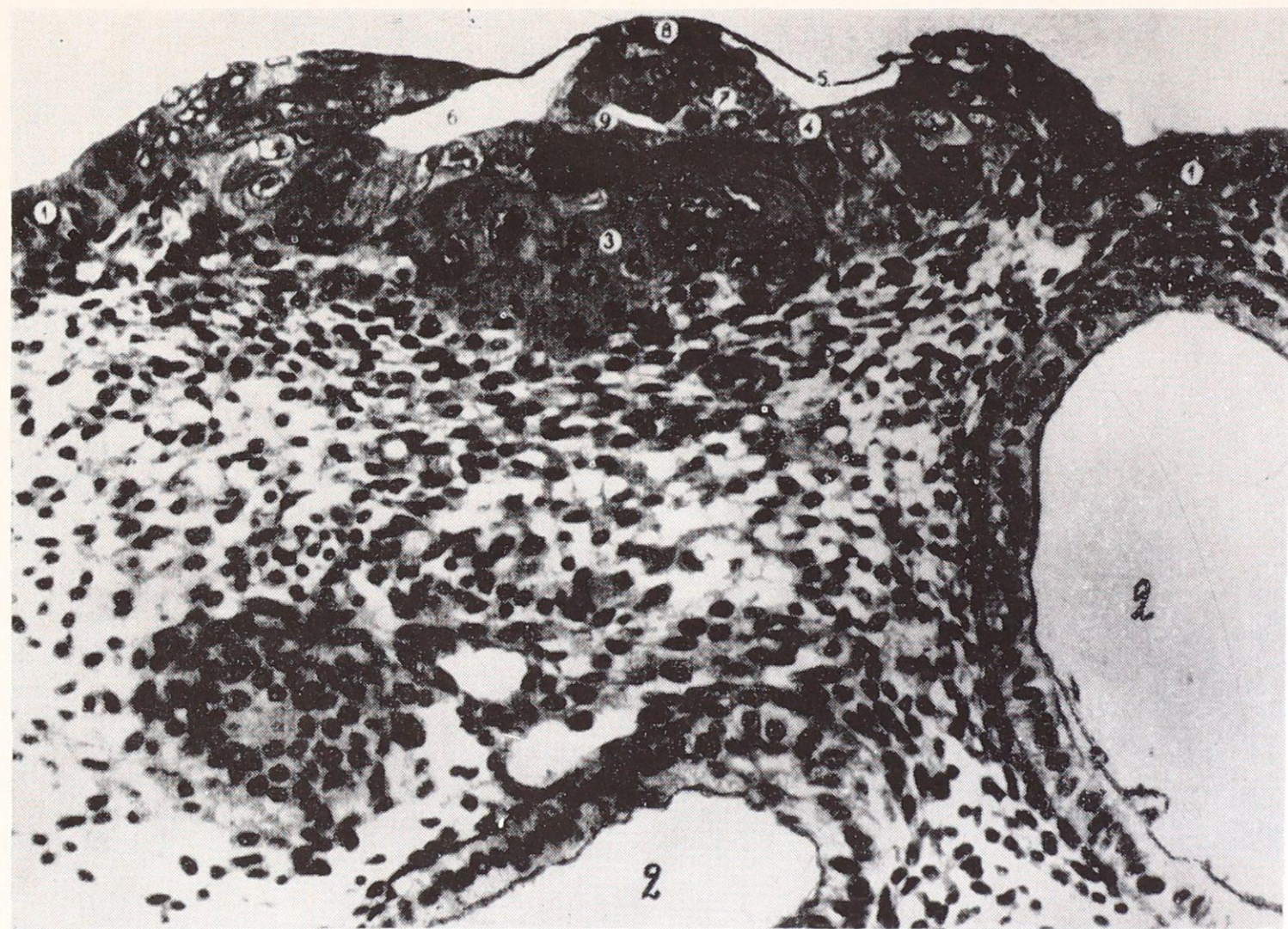


Рис. 121. Блостоциста. 1 — эпителий матки, 2 — маточные железы, 3 — плазмодиотрофобласт, 4 — цитотрофобласт, 5 — недифференцированный первичный цитотрофобласт блостоцисты, 6 — первичная полость хориона, 7 — эктодерма зародышевого щитка, 8 — пластинка первичной эктодермы, 9 — амниотическая полость.

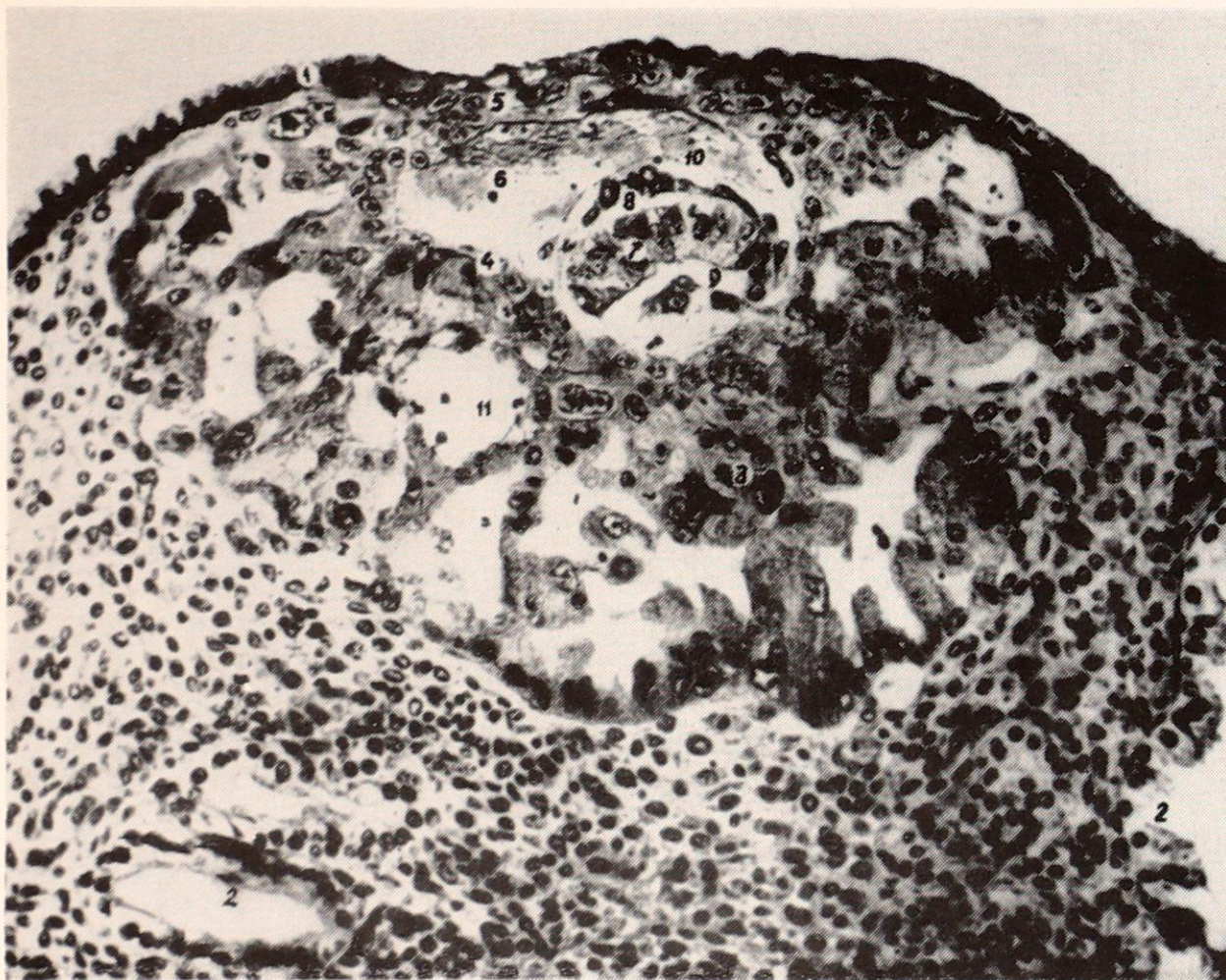


Рис. 122. Обозначения 1—4, 6—9 те же, что и на рис. 121; 5 — имплантационная пробка фибрина. (Мазанец, стр. 156.)

Зародыш 9,5 дней, описанный Гертигом и Рокком, уже полностью погружен в слизистую оболочку матки, однако это поверхностная имплантация. Имплантационное отверстие, вследствие погружения зародыша, закрыто соединительной тканью слизистой оболочки матки, но эпителий еще полностью не покрывает регенерирующую слизистую оболочку. Вокруг бластоцисты уже образовались плазмодимальные структуры трофобласта, между которыми располагается много лакун с материнской кровью.

На верхнем (абэмбриональном) полюсе яйца трофобласт менее дифференцирован и состоит из переходных к плазмодиуму элементов.

Зародышевый щиток состоит из закладок двух листков — многослойной эктодермы и прилежащей к ней с центральной стороны энтодермальной пластинки.

Амниотическая полость еще полностью не сформировалась.

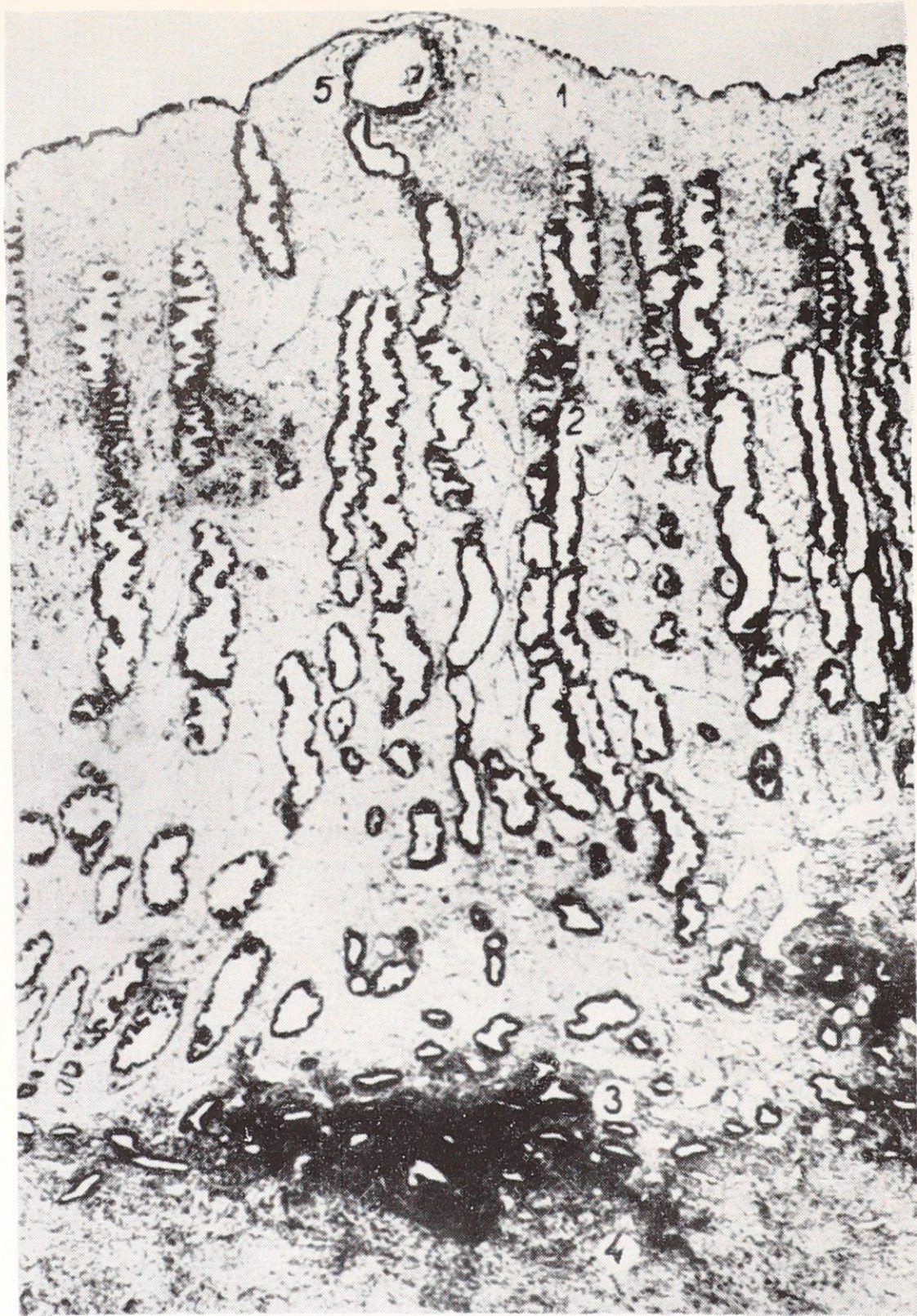


Рис. 123. На срезе слизистой оболочки матки представлен общий вид имплантированной бластоцисты человека на 11 день развития, находящийся в компактном слое слизистой оболочки матки (по Гертигу и Рокку). 1 — компактный слой, 2 — спонгиозный слой, 3 — базальный слой, 4 — мио- метрий, 5 — имплантирующаяся бластоциста. (Мазанец, стр. 157.)

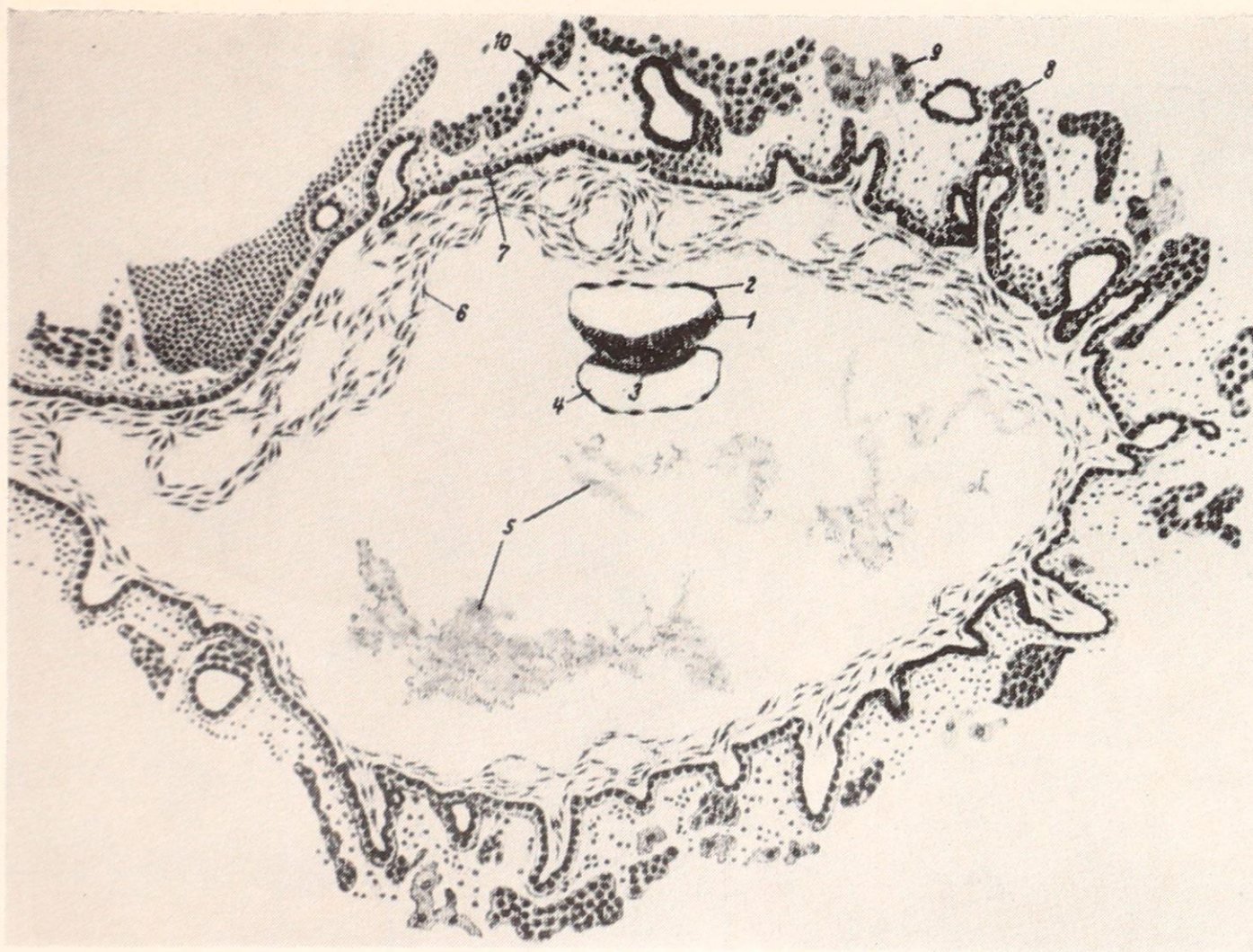


Рис. 124. Разрез 14-дневного зародыша человека «ВМА-1» (ориг. рис. 3. Д. Земцовой). 1 — дно амниотического пузырька (наружный слой зародышевого щитка), 2 — амнион, 3 — крышка желточного пузырька (кишечная энтодерма), 4 — желточная энтодерма, 5 — сгустки жидкости в полости плодного пузыря, 6 — соединительнотканый слой хориона, 7, 8 — цитотрофобласт, 9 — плазмодиотрофобласт, 10 — лакуны с материнской кровью.

В конце второй недели развития зародыш человека полностью имплантирован в толщу слизистой оболочки матки (рис. 124 по А. Г. Кнорре). Стенка плодного пузыря состоит из хорошо развитого трофобласта, который образует первичные бессосудистые ворсинки по всей окружности трофобласта (рис. 125).

Полость плодного пузыря содержит внезародышевую мезодерму и лакуны, заполненные жидкостью. Вместе с первичными ворсинками (рис. 126) они обеспечивают питание и газообмен развивающегося зародыша.

Внезародышевая мезодерма дает начало соединительной ткани хориона и экзоцеломическому эпителию, покрывающему изнутри стенку плодного пузыря (рис. 127).

Во внезародышевой мезенхиме находятся амниотический и желточный пузырьки, соприкасающиеся стенки которых образуют двухслойный зародышевый щиток, состоящий из эктодермы и энтодермы (рис. 124). В этом возрасте обнаруживается уплотненный тяж клеток внезародышевой мезодермы, представляющий собой раннюю закладку амниотической ножки, связывающей развивающийся зародыш с трофобластом.

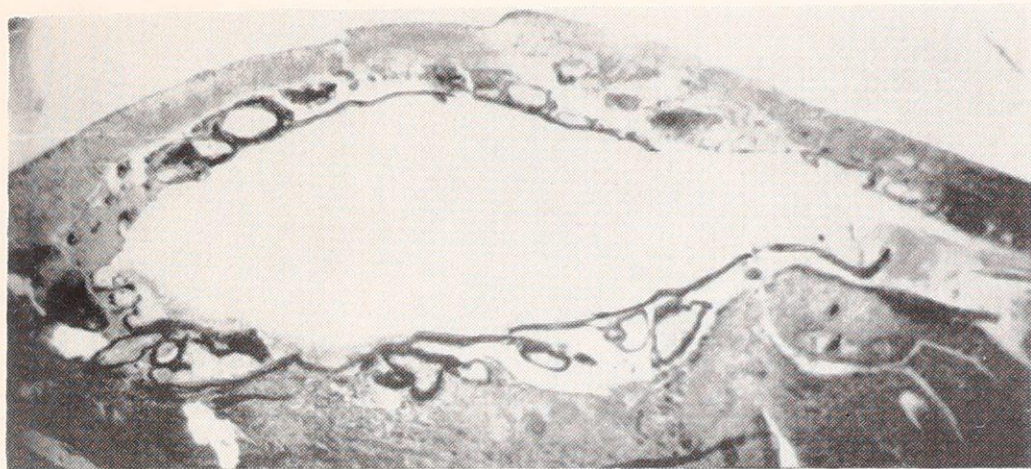


Рис. 125.

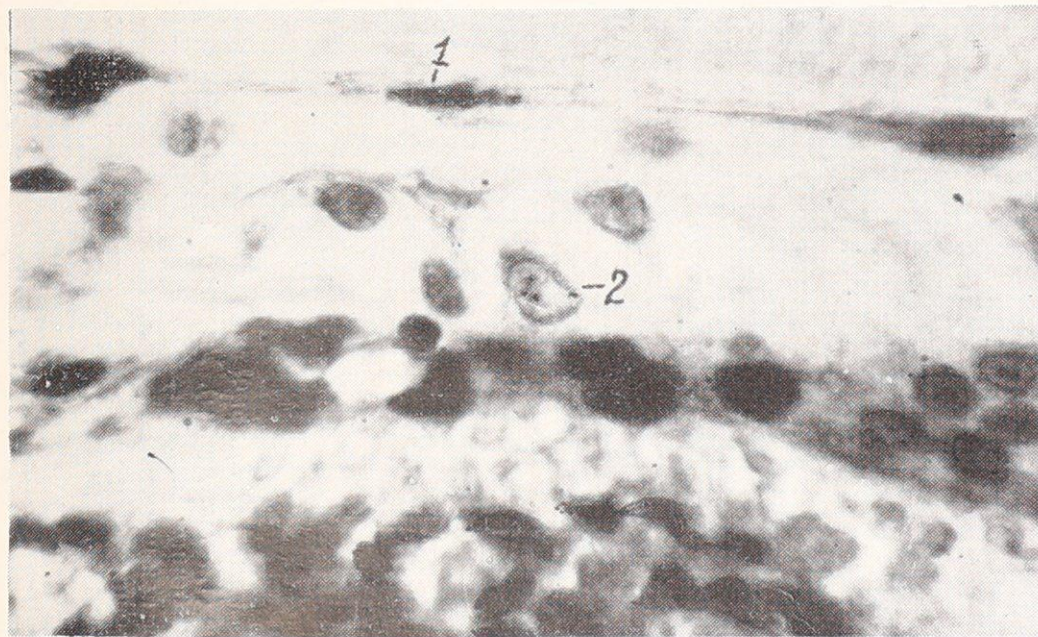


Рис. 127.

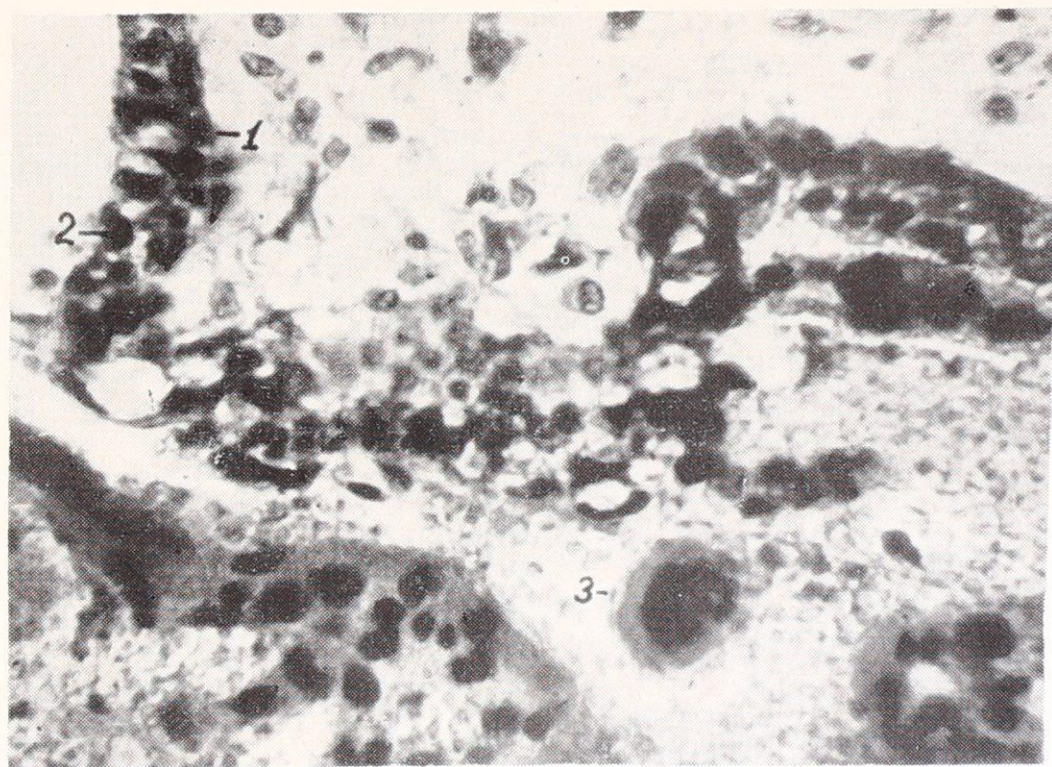


Рис. 126.

Рис. 125. Досомитный зародыш. Общий вид плодного пузыря. Ув. 10×3 .

Рис. 126. Досомитный зародыш. Образующаяся ворсинка трофобласта. Ув. 10×90 . Иммерсия. 1 — цитотрофобласт, 2 — плазмодиотрофобласт, 3 — отделившиеся гигантские клетки.

Рис. 127. Досомитный зародыш. Экзоцеломическая выстилка (1) и вне-зародышевая соединительная ткань (2). Ув. 10×90 .

Рис. 128. Динамика роста зародыша человека от 3 до 8 недель беременности (из Макс Клара; по Иордану и Киндреду, 1948).

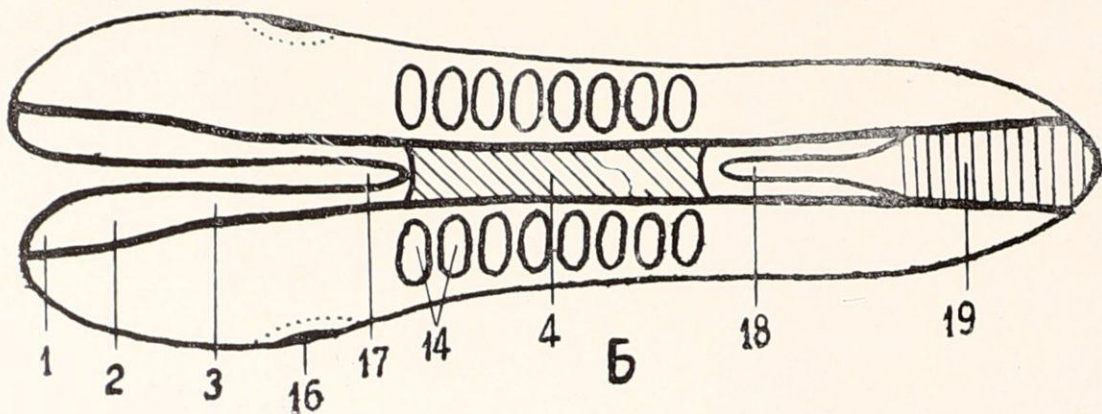
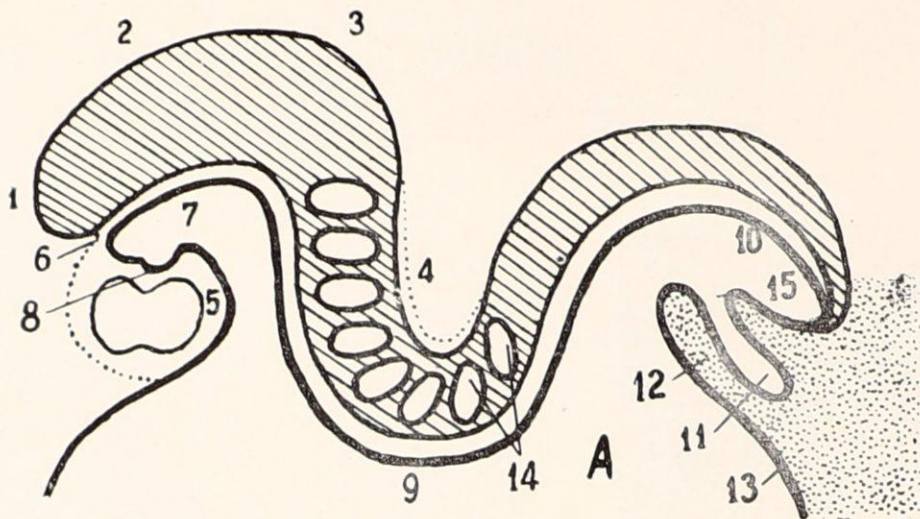
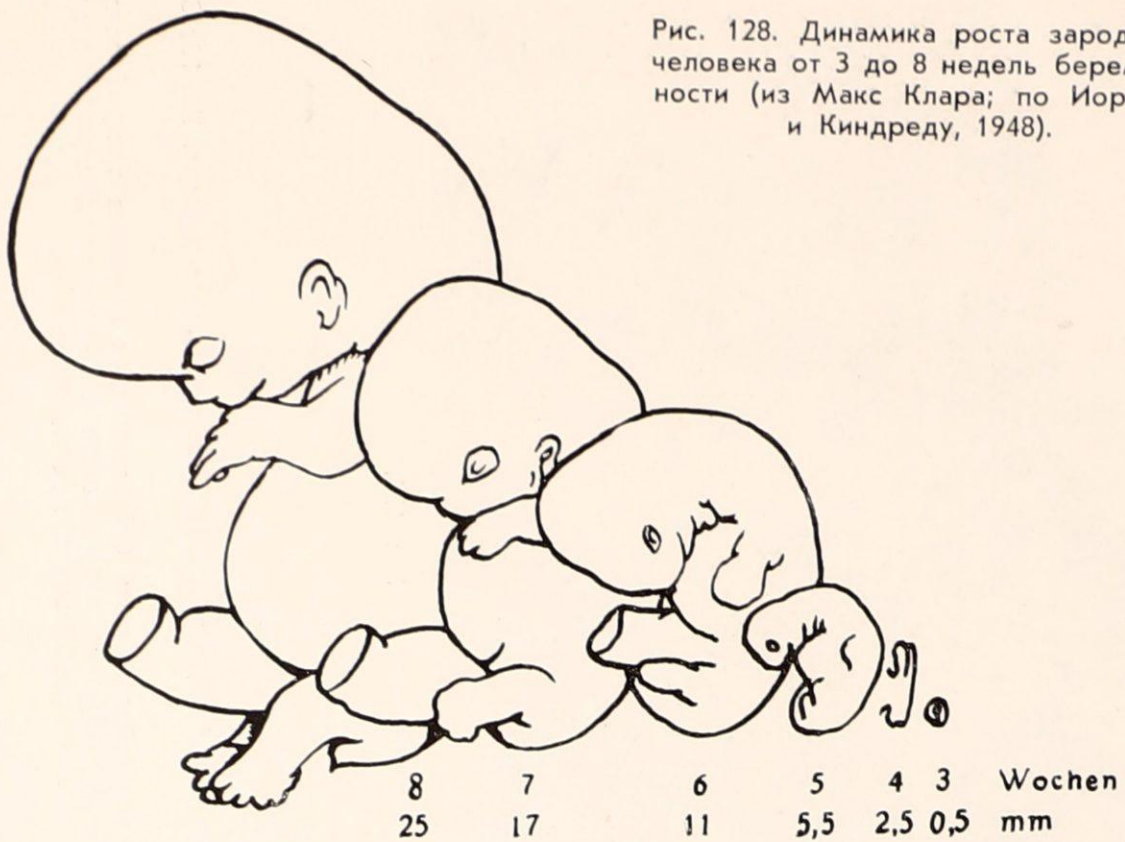


Рис. 129 Графическая реконструкция зародыша КО-4 в стадии 8 сомитов (1,4 мм длины). Ув $\times 100$. 1 — передний мозг, 2 — средний мозг, 3 — ромбовидный мозг, 4 — спинной мозг, 5 — перикардальная полость с развивающимся сердцем, 6 — глоточная перепонка. 7 — передняя кишка, 8 — щитовидная железа, 9 — средняя кишка, 10 — задняя кишка, 11 — аллантоис, 12 — поддерживающий стебелек, 13 — желточный мешок, 14 — сомиты, 15 — клоачная перепонка, 16 — слуховые плакоды, 17 — передний невропор. 18 — задний невропор, 19 — первичная полоска. А. Сагиттальный разрез. Б. Вид сверху после распрямления изгибов тела.

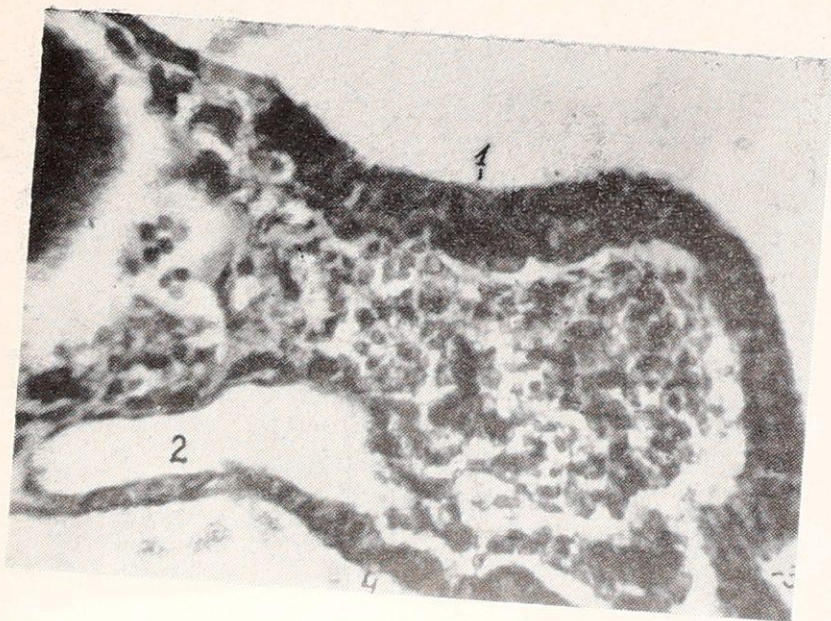


Рис. 130. Зародыш в стадии 8 сомитов. Срез головного отдела туловища. Ув. 10×40 . 1 — слуховая плакода, 2 — аорта, 3 — первая жаберная бороздка, 4 — первый энтодермальный глоточный карман.



Рис. 131. Зародыш в стадии 8 сомитов. Дифференцирующийся первый сомит. Ув. 10×40 .

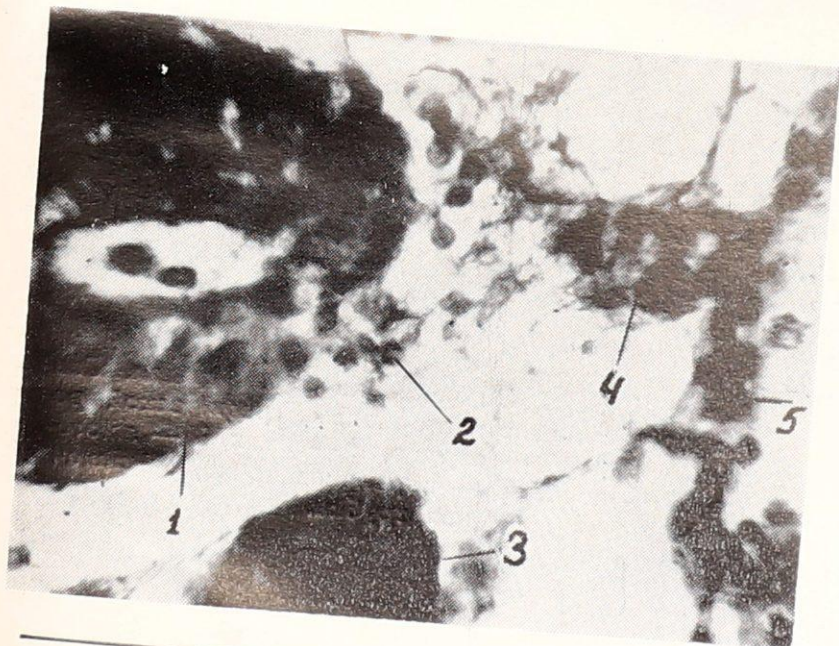


Рис. 132. Зародыш в стадии 8 сомитов. Выселение мезенхимы из спинного мозга в области 7-го сомита. Ув. 10×90 . Иммерсия. 1 — спинной мозг, 2 — выселяющиеся клетки, 3 — недифференцированный сомит, 4 — хордальная пластинка, 5 — энтодерма средней кишки.

Рис. 133. Зародыш в стадии 8 сомитов. Срез сердечной трубки. Ув. 10×40 . 1 — просвет желудочка, 2 — отростки эндокарда к миоэпикарду, 3 — миоэпикард, 4 — дорзальный мезокардий, 5 — стенка предсердия.



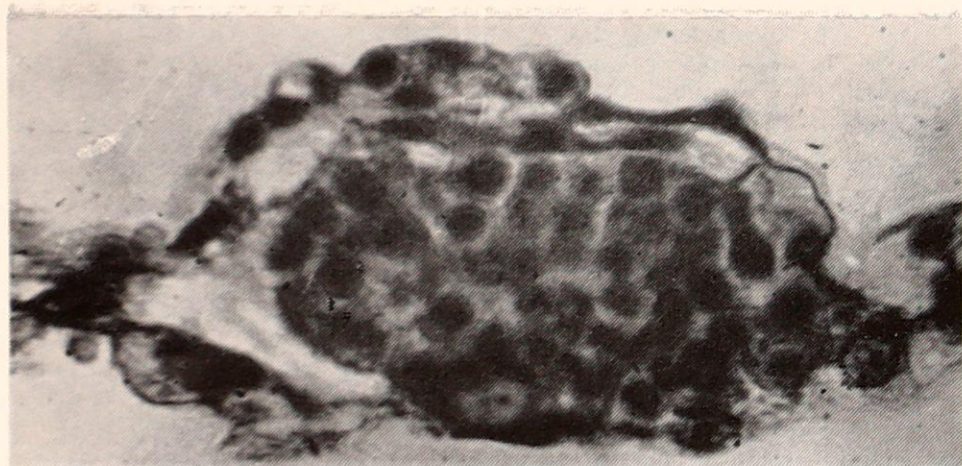


Рис. 134. Зародыш в стадии 8 сомитов. Дифференцирующийся кровяной островок в стенке желточного мешка. Ув. 10×90.

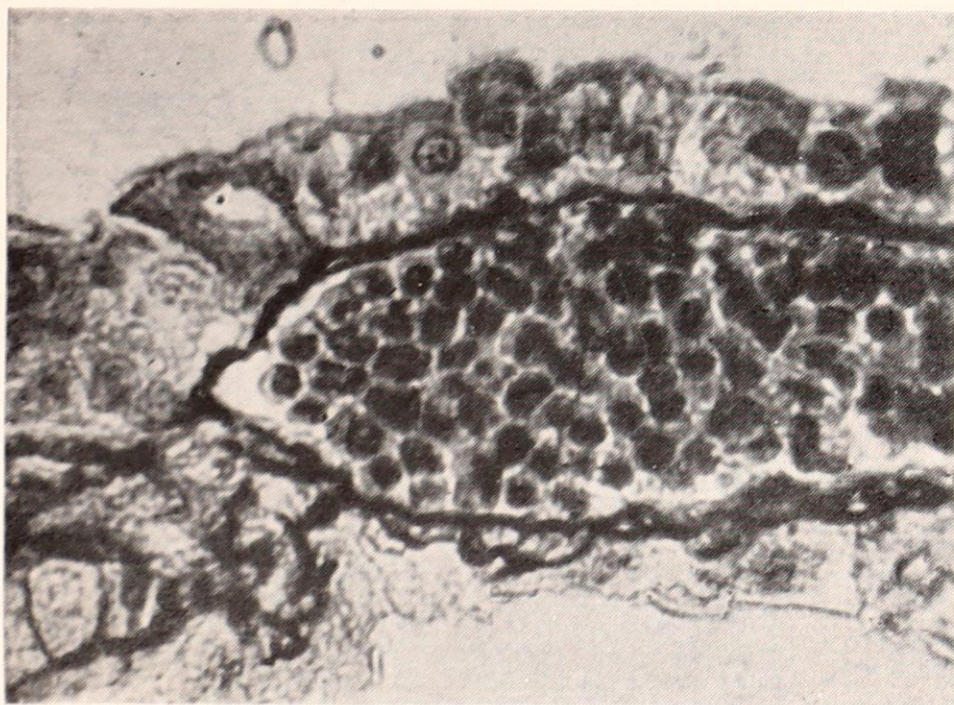


Рис. 136. Кровяной островок в стенке желточного мешка зародыша человека 3,2 мм длины.

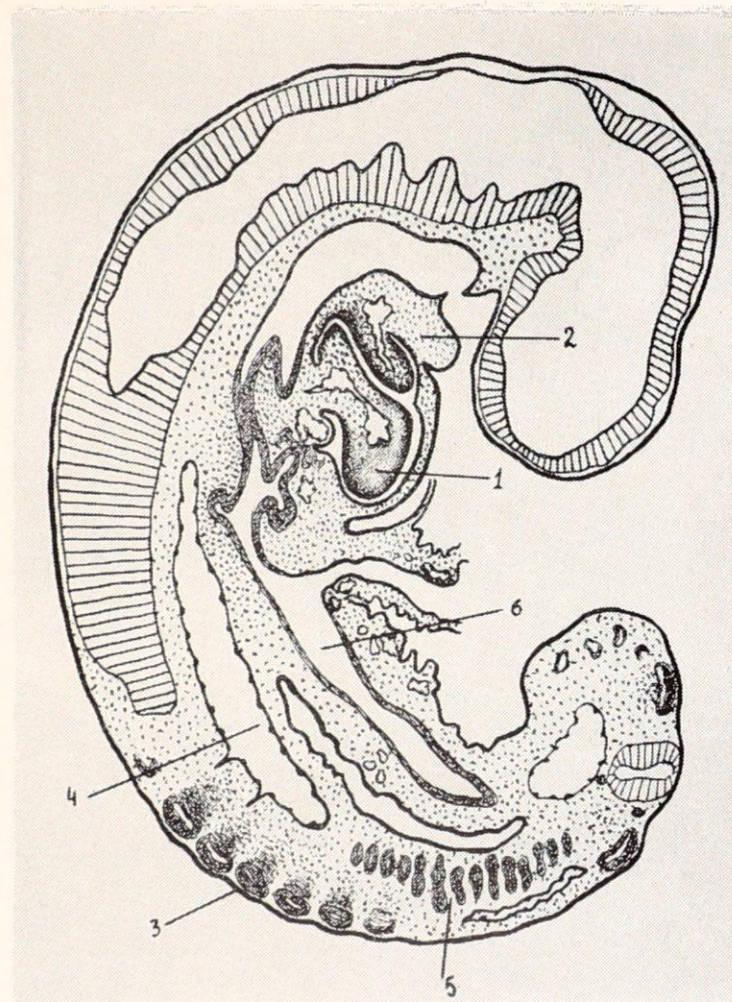
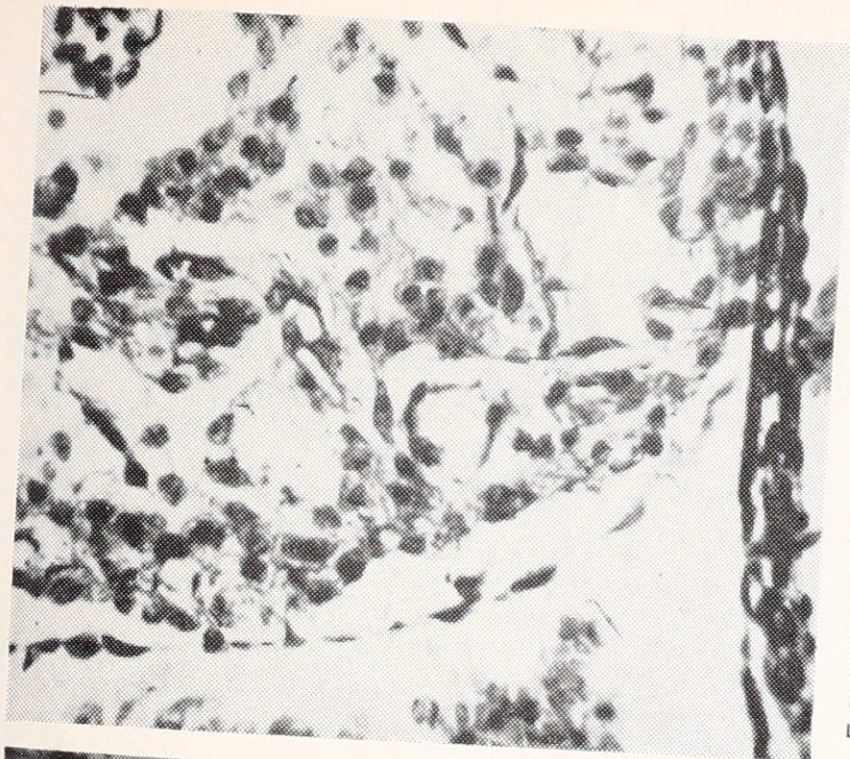
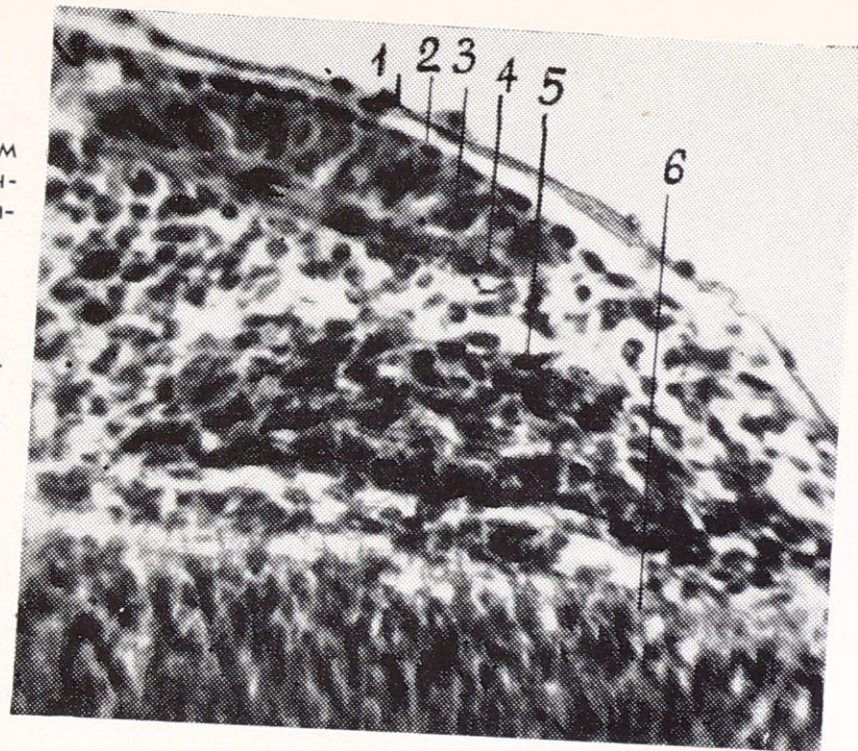


Рис. 135. Зародыш человека 6 мм длины. Схема построена по материалам графической реконструкции. 1 — сердце, 2 — язык, 3 — миотомы, 4 — аорта, 5 — первичная почка, 6 — кишечная трубка.



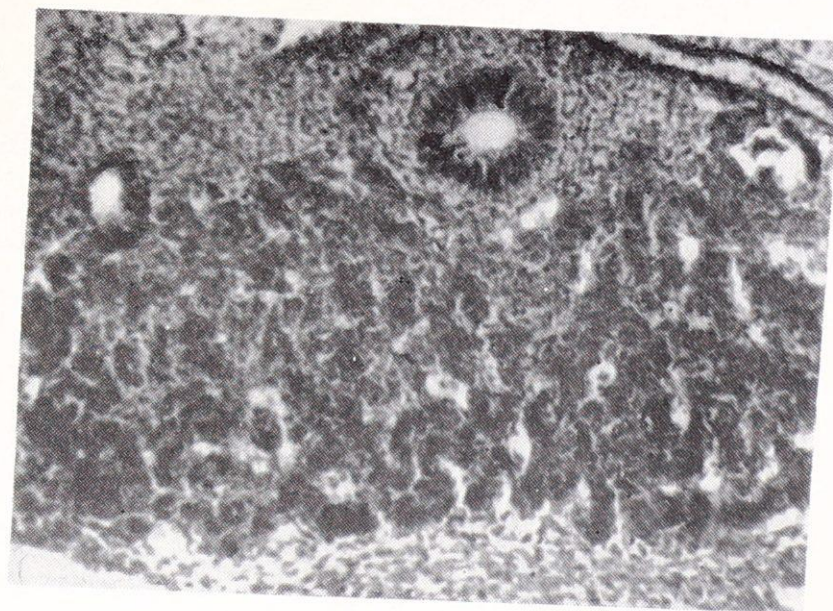
←
Рис. 137. Зародыш 3,2 мм длины. Миоэпикард желудочка сердца. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.



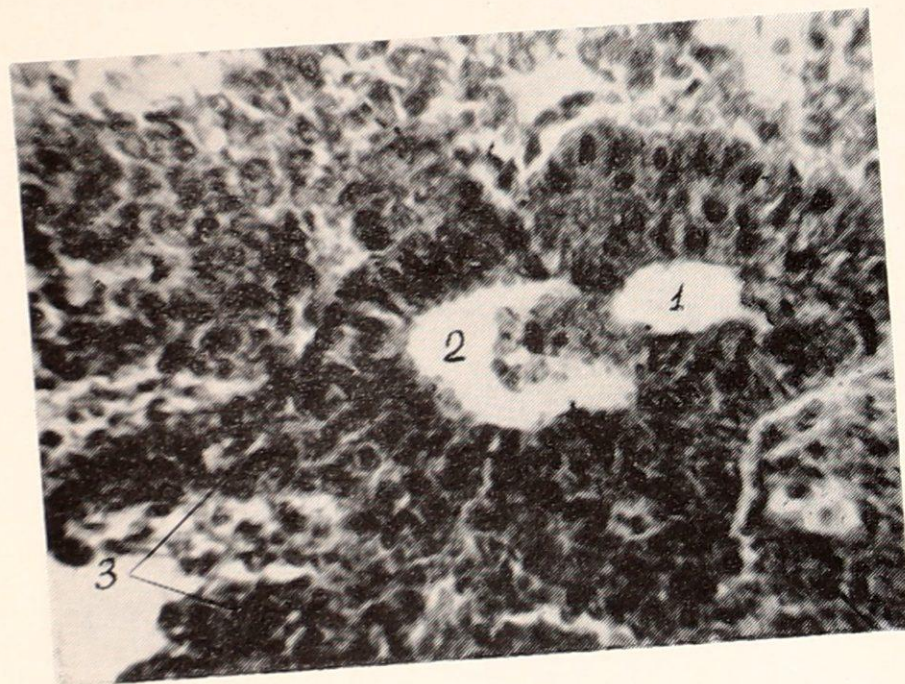
→
Рис. 138. Зародыш 5,5 мм длины. Срез туловища в области передних грудных сомитов. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1 — амнион, 2 — эктодермальный покров, 3 — дерматом, 4 — миотом, 5 — ганглиозная пластинка с выселяющимися в окружающую мезенхиму клетками, 6 — спинной мозг.



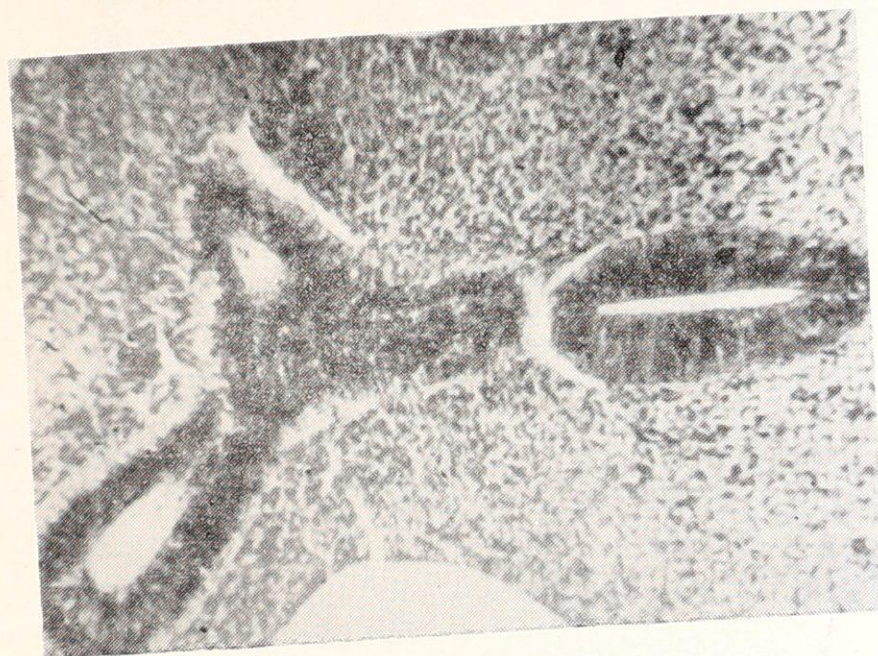
←
Рис. 139. Зародыш 5,5 мм длины. Срез сакральной части туловища. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1 — нервная трубка, 2 — сомит на ранней стадии дифференцировки, 3 — задняя кишка.



→
Рис. 140. Зародыш 5,5 мм длины. Общий вид печени и двенадцатиперстной кишки на поперечном срезе. Гематоксилин и эозин. Ув. 10×20 .



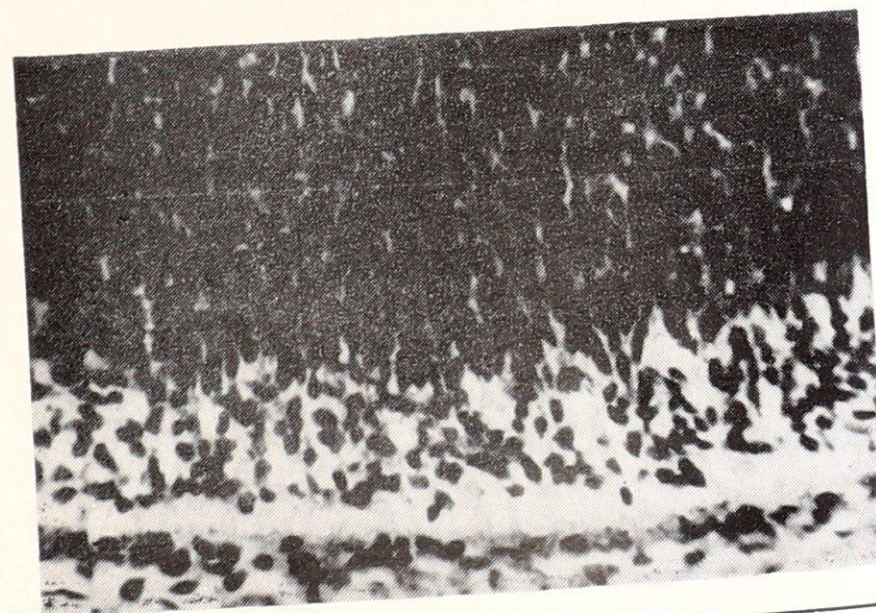
←
Рис. 141. Зародыш 5,5 мм длины. Срез в области развивающейся печени. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1 — двенадцатиперстная кишка, 2—печеночная бухта, 3—тяжи печеночных клеток, отрастающие из эпителия печеночной бухты.



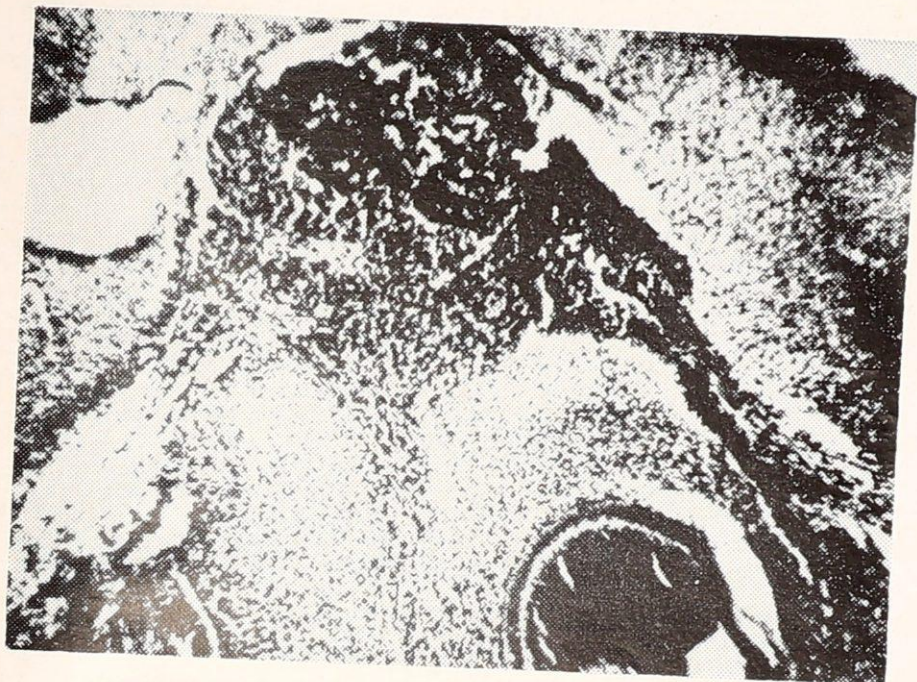
→
Рис. 142. Зародыш 5,5 мм длины. Трахеопульмональная закладка. Ув. 10×40 . Триоксигематеин.



←
Рис. 143. Зародыш 6,5 мм длины. Срез головы. Ув. 10×20 . Гематоксилин и эозин. 1—Первый жаберный карман, 2—закрывающая мембрана.

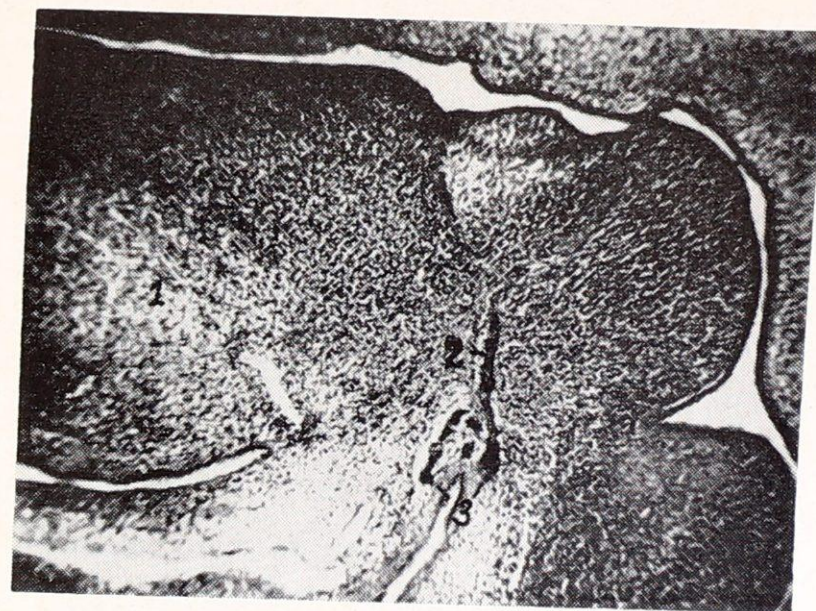


→
Рис. 144. Зародыш 10 мм длины. Образование плащевидного слоя в стенке промежуточного мозга. Ув. 10×40 . Железный гематоксилин Гайденайна.



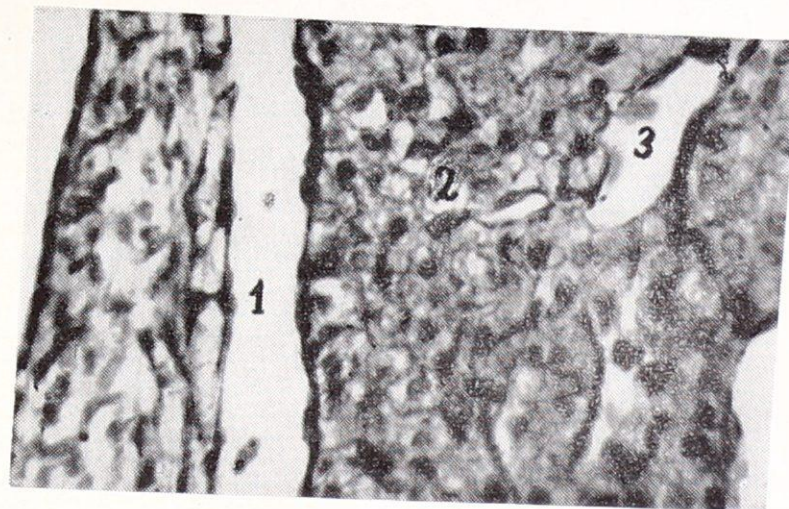
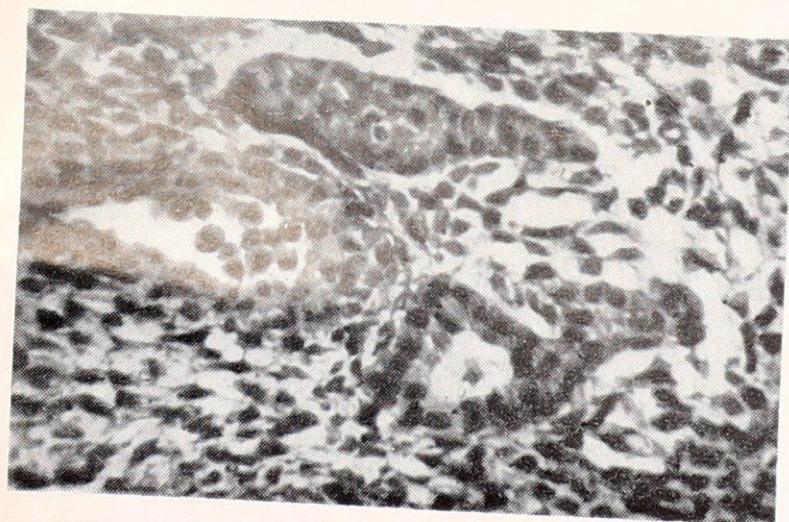
←
Рис. 145. Эмбрион человека 10 мм длины. Гассеров узел и отходящие от него 3 ветви. Ув. 8×10 .

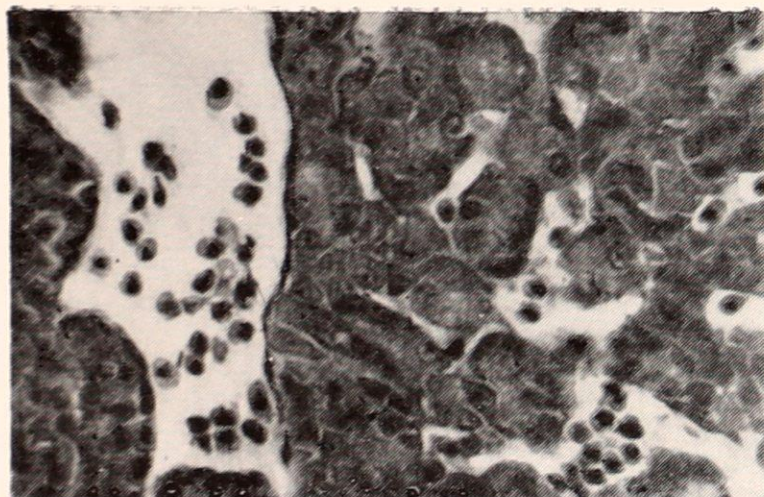
→
Рис. 146. Зародыш 10 мм длины. Общий вид развивающейся щитовидной железы. Ув. 10×8 . Гематоксилин и эозин. 1 — язык, 2 — щитовидно-язычный проток, 3 — боковые доли железы.



←
Рис. 147. Зародыш 10 мм длины. Боковые доли щитовидной железы. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

→
Рис. 148. Зародыш 10 мм длины. Стенка левого желудочка сердца. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1 — перикардальная полость, 2 — симпласт миокарда, 3 — полость желудочка.



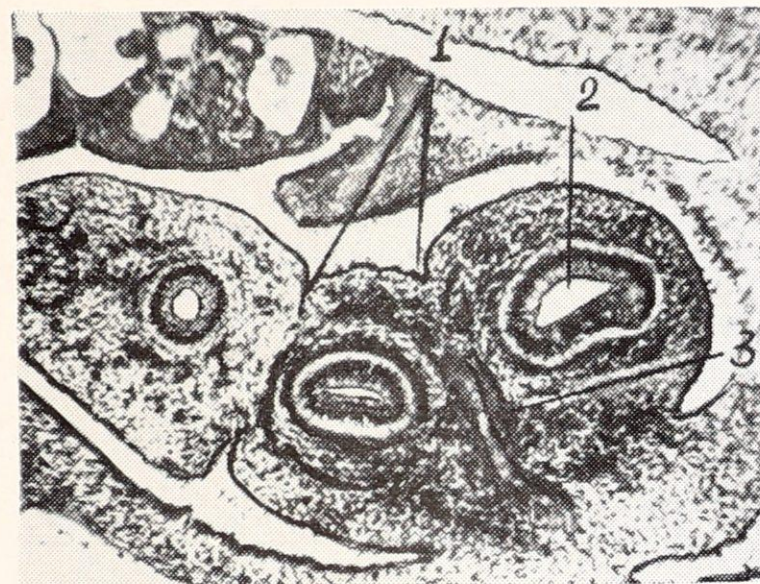


←

Рис. 149. Зародыш 10 мм длины. Срез развивающейся печени. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

→

Рис. 150. Зародыш 10 мм длины. Срез правого легкого. Ув. 10×8 . Гематоксилин и эозин. 1 — бороздки, 2 — бронхи первого порядка, 3 — врастающая легочная артерия.

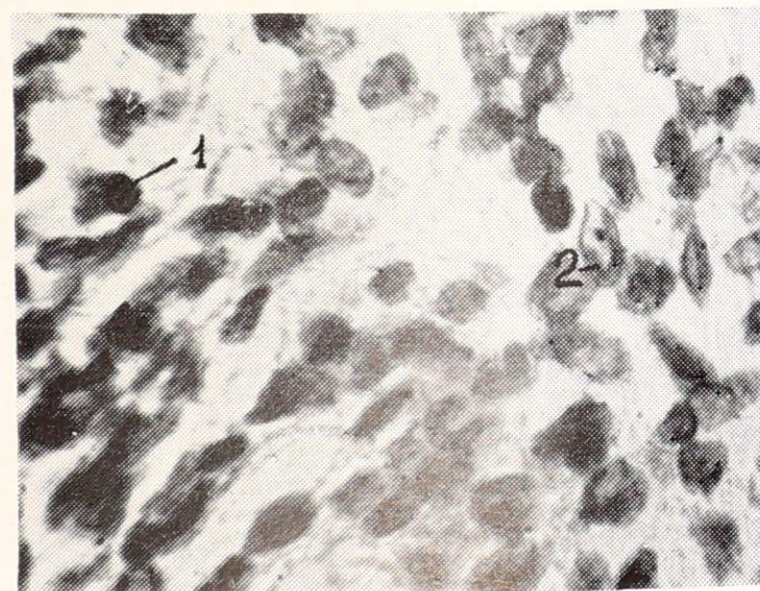
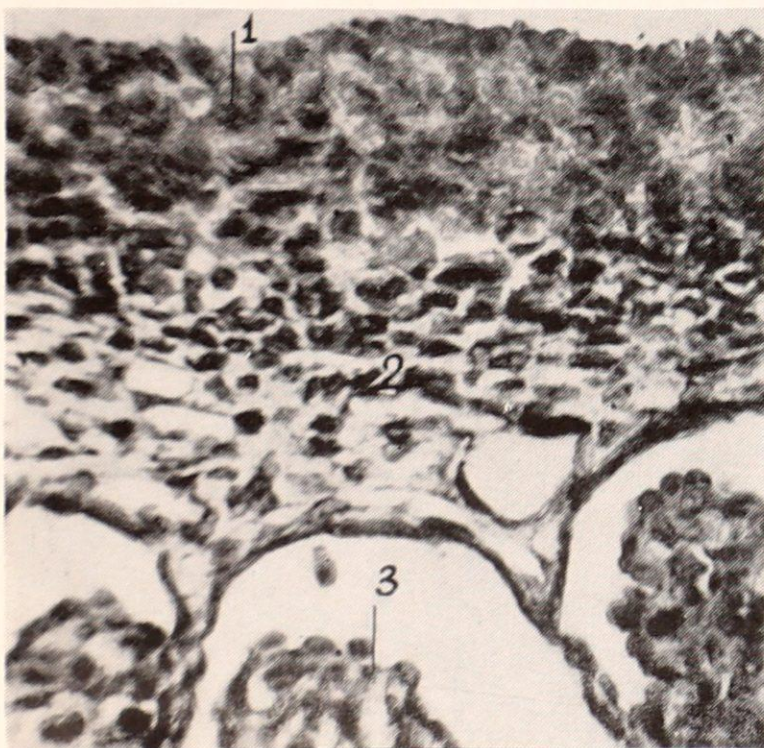


←

Рис. 151. Зародыш 10 мм длины. Образование полового валика. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1 — развивающийся половой валик, 2 — мезенхима, 3 — сосудистый клубочек Вольфова тела.

→

Рис. 152. Зародыш 13 мм длины. Средний мозговой пузырь. Ув. 10×90 . Иммерсия. Реакция Фельгена. 1 — медуллобласты в матриксе с темными ядрами, 2 — нейробласты в плащевом слое с более крупными светлыми ядрами.



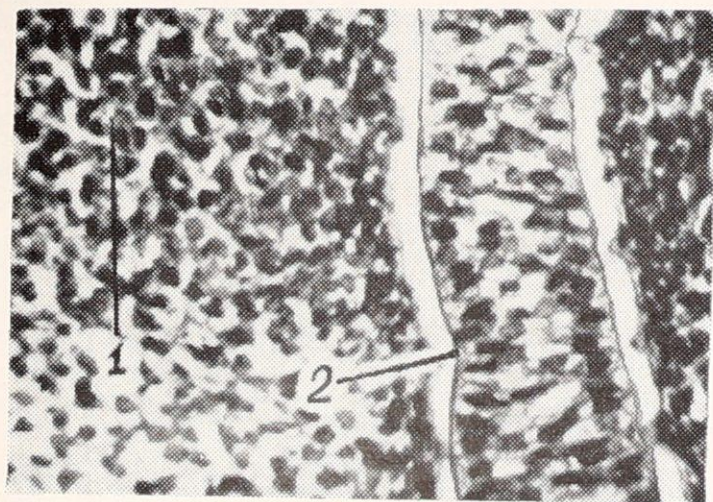


Рис. 153. Зародыш 13 мм длины. Срез развивающегося позвоночного столба. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1 — уплотненная мезенхимная закладка тела позвонка, 2 — хорда.

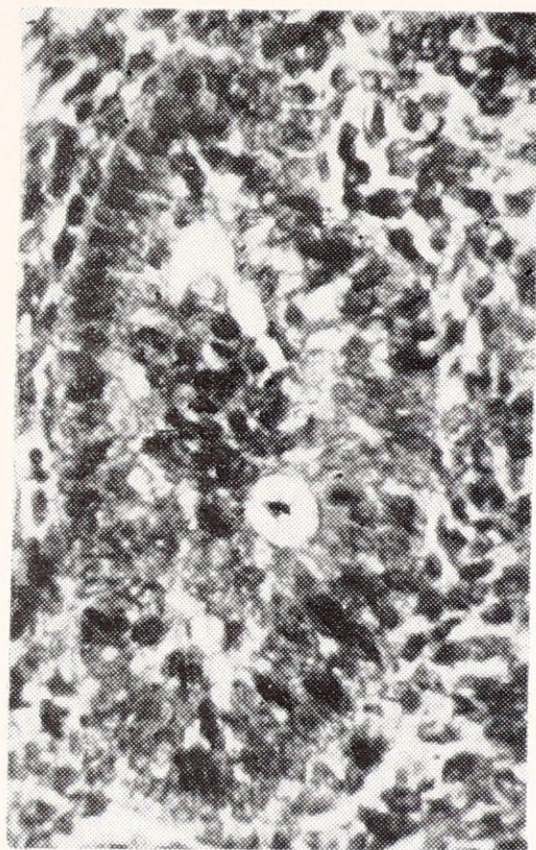


Рис. 155. Зародыш 13 мм длины. «Эпителиальная пробка» в двенадцатиперстной кишке. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

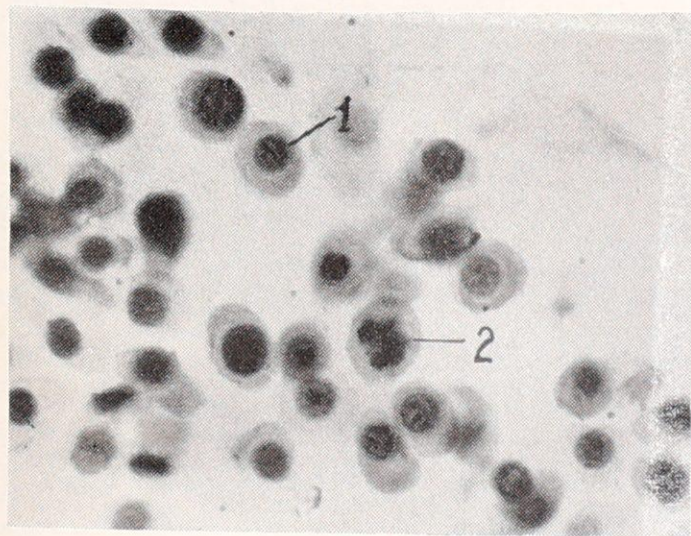


Рис. 154. Зародыш 13 мм длины. Кроветворный очаг в печени. Ув. 10×90 . Иммерсия. Реакция Фельгена — оранжевый Ж. 1 — вторичный эритроblast, 2 — митоз базофильного эритроblastа.

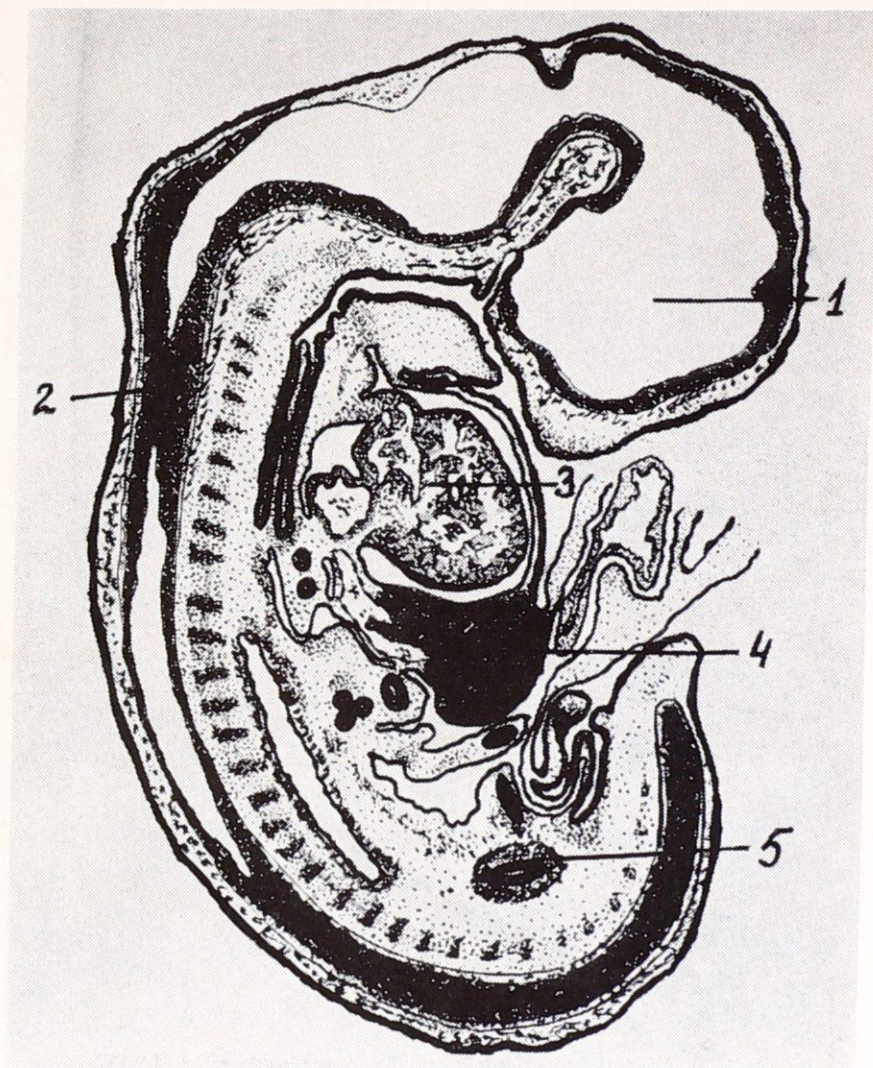
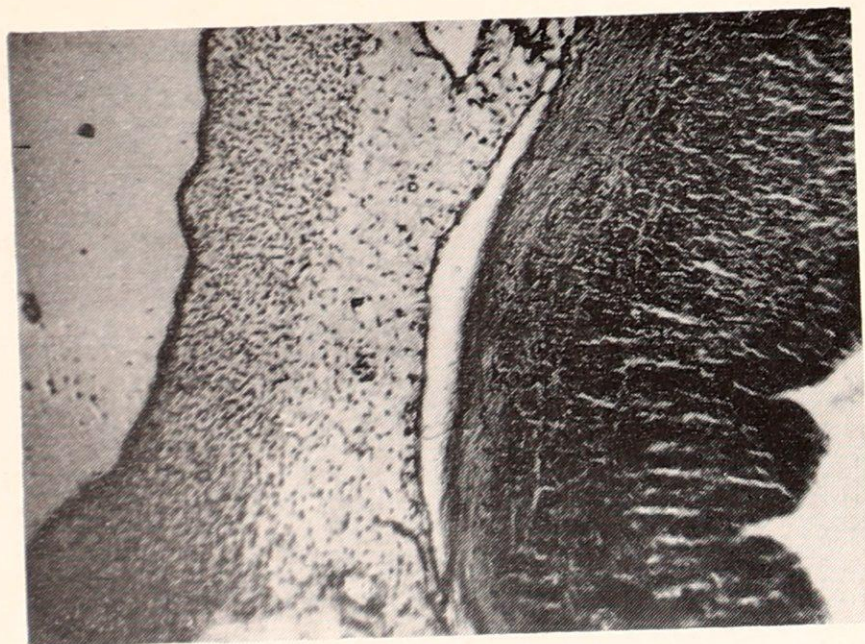


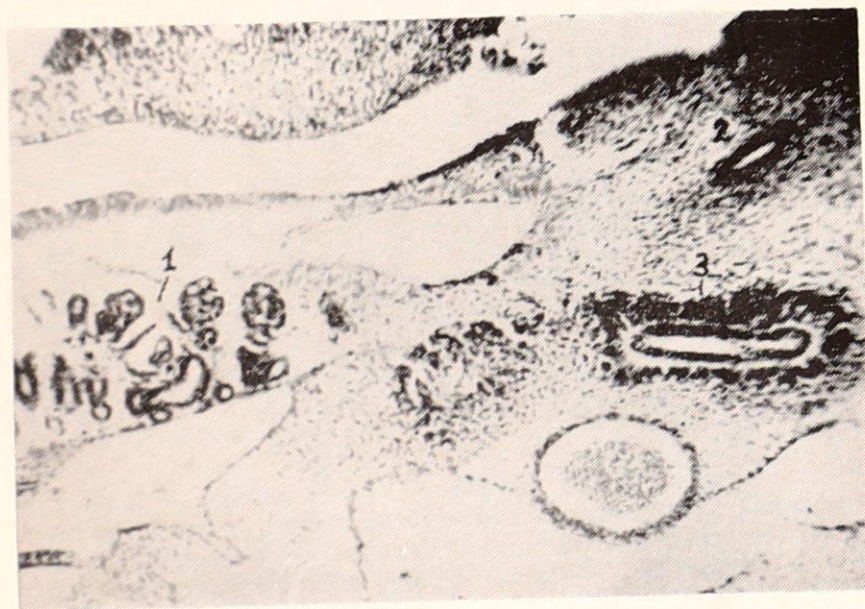
Рис. 156. Зародыш человека 18 мм длины. Схема построена по материалам графической реконструкции. 1 — передний мозговой пузырь, 2 — спинной мозг, 3 — сердце, 4 — печень, 5 — окончательная почка.



←
Рис. 157. Зародыш 15 мм длины. Щелочная фосфатаза наиболее активна в нервной ткани продолговатого мозга и в эпителии ротовой полости. Ув. 10×8 . Метод Гёмери.



→
Рис. 158. Зародыш 16 мм длины. Развитие четвертого сосудистого сплетения мозга. Ув. 10×20 . Гематоксилин и эозин.



←
Рис. 159. Зародыш 15 мм длины. Распределение щелочной фосфатазы в органах выделительной системы. Ув. 10×8 . Метод Гёмери. 1—Вольфово тело, 2—Вольфов проток, 3—метанефрогенная ткань и дивертикул окончательной почки.



→
Рис. 160. Зародыш 16 мм длины. Сагиттальный разрез поясничной области. Ув. 10×8 . Гематоксилин и эозин.

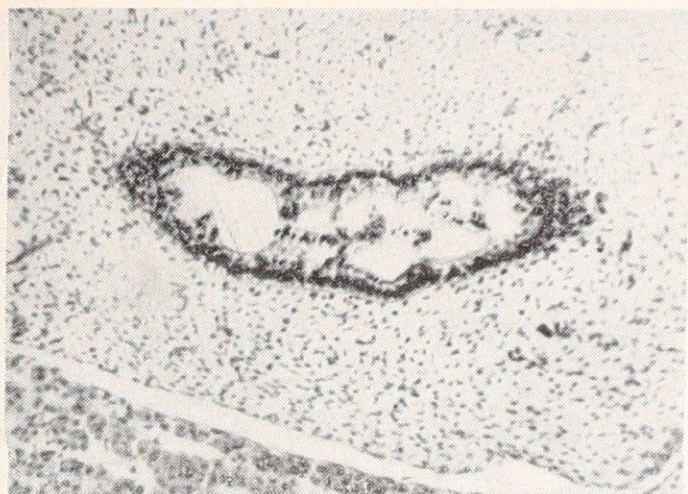


Рис. 161. Зародыш 18 мм длины. Зачаток желчного пузыря. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

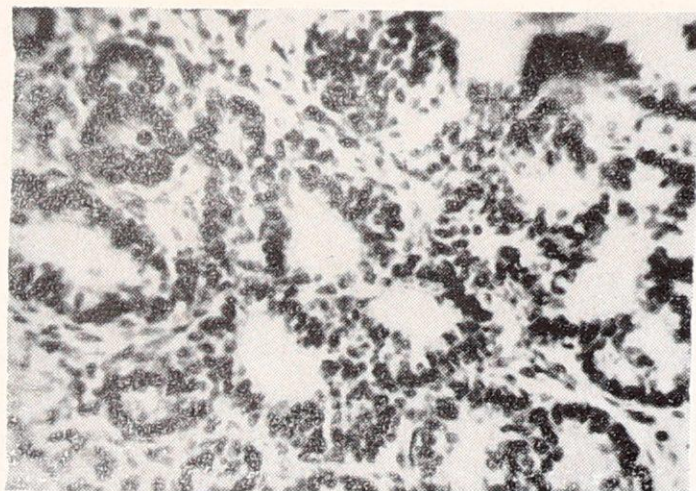


Рис. 162. Зародыш 18 мм длины. Развивающиеся секреторные протоки поджелудочной железы. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

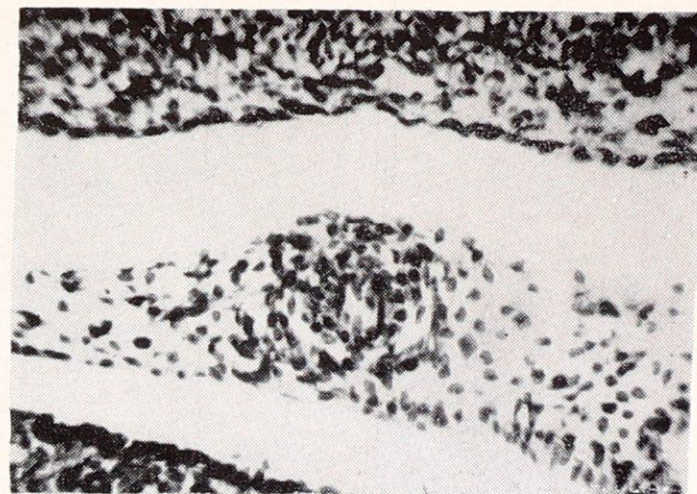


Рис. 163. Зародыш 18 мм длины. Зачаток селезенки в дорзальной брыжейке желудка. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

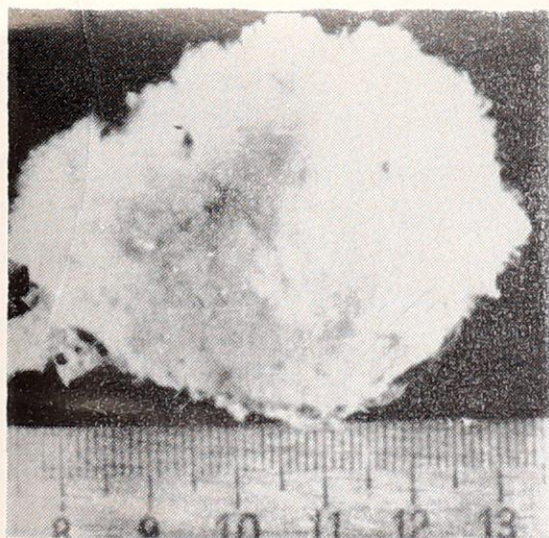
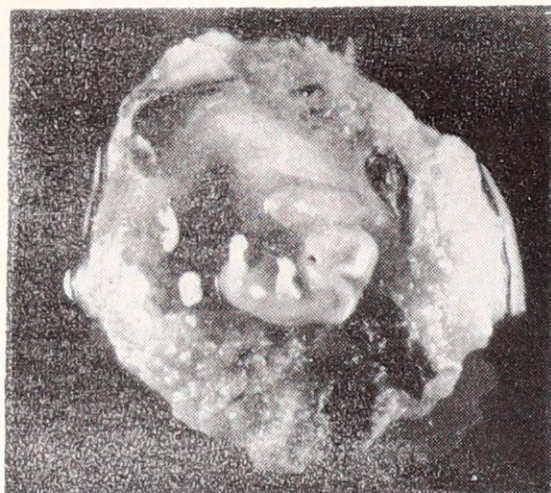
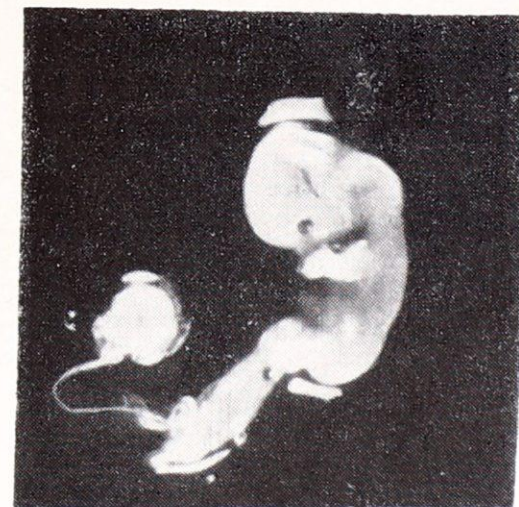


Рис. 164. Общий вид плодного пузыря зародыша 20 мм длины.

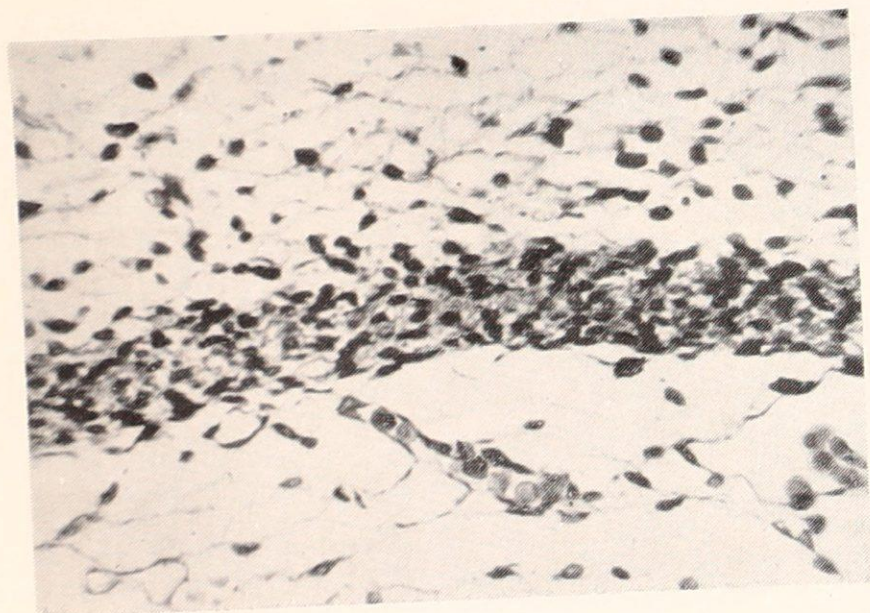


А

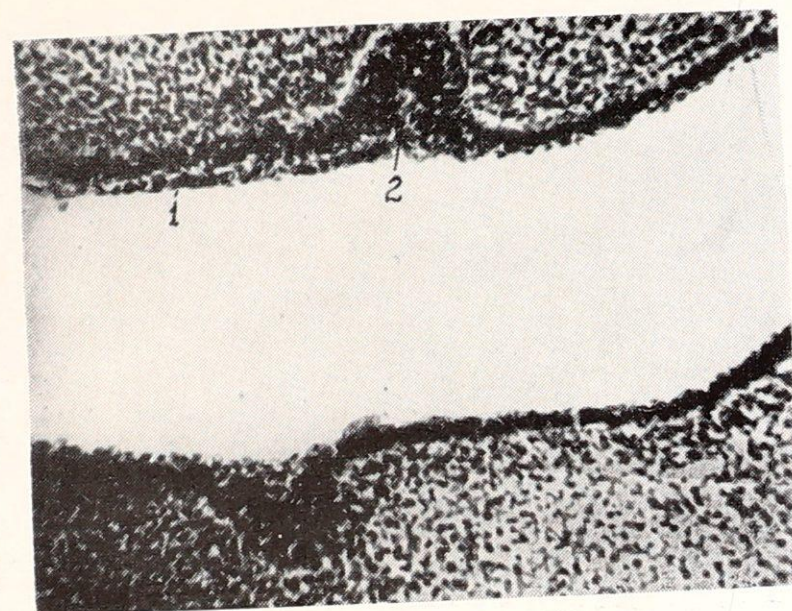


Б

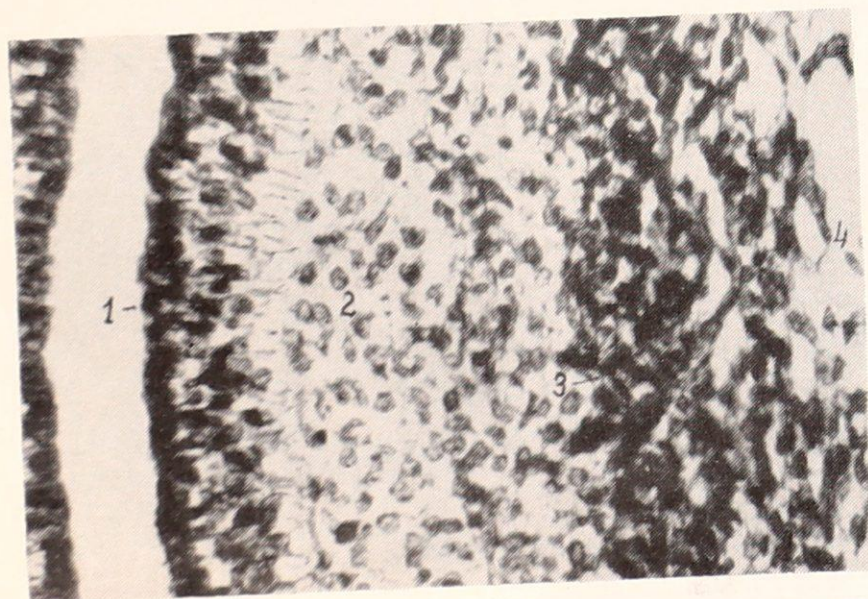
Рис. 165. Общий вид зародыша 20 мм длины. А — после вскрытия плодного пузыря, Б — после извлечения из плодного пузыря.



←
Рис. 166. Зародыш 20 мм длины. Закладка перепончатого черепа. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.



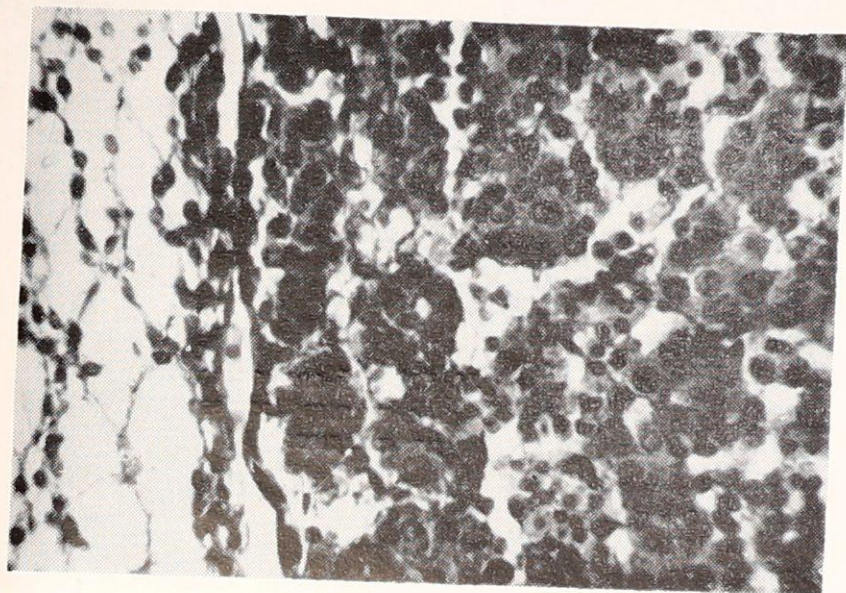
→
Рис. 167. Зародыш 20 мм длины. Начало развития зубных пластинок. Ув. 10×20 . Гематоксилин и эозин. 1—утолщенный эпителий переходного отдела ротовой полости, 2—зубная пластинка.



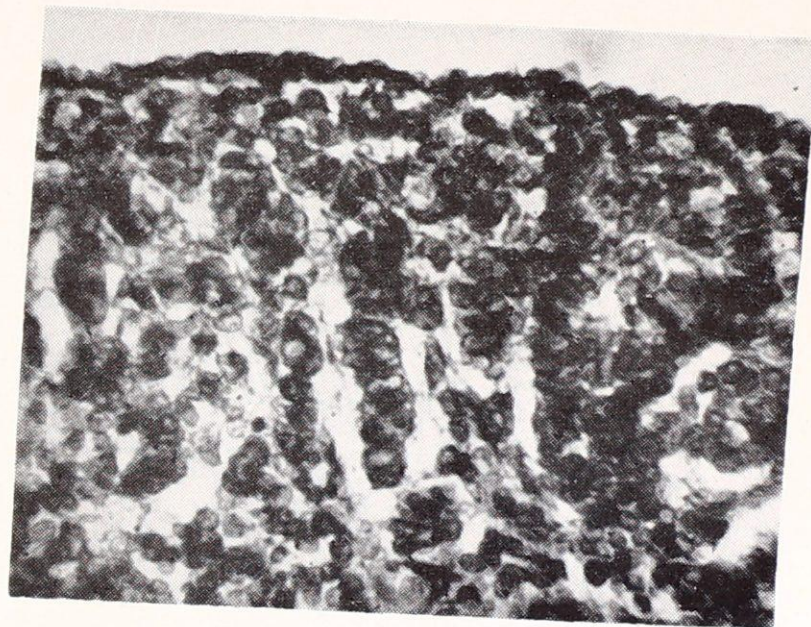
←
Рис. 168. Зародыш 20 мм длины. Стенка пищевода в продольном разрезе. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1—эпителий, 2—собственная и подслизистая оболочки, 3—мышечный слой, 4—адвентициальная оболочка.



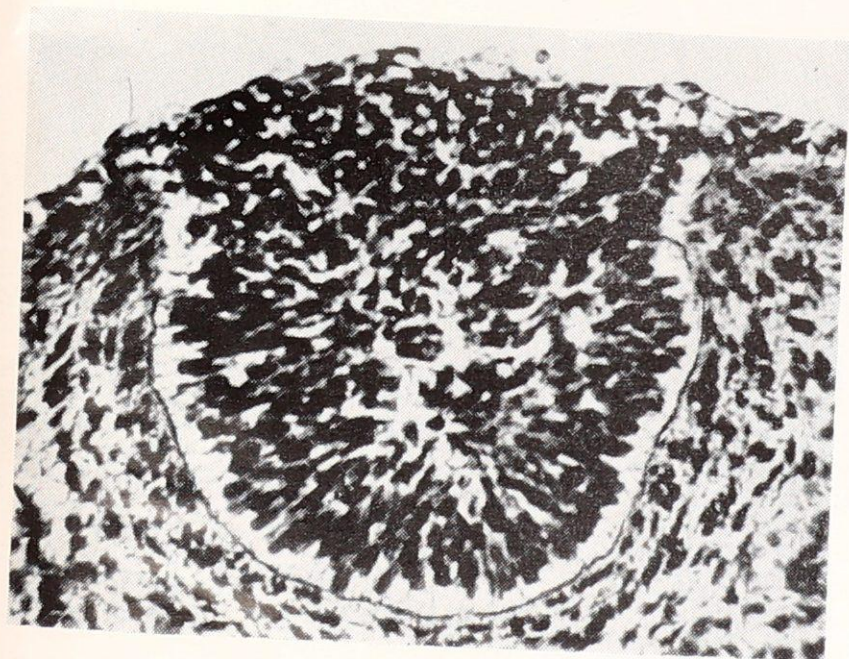
→
Рис. 169. Зародыш 23 мм длины. Срез стенки желудка. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин. 1—эпителий, 2—собственная и подслизистая оболочки, 3—мышечный слой, 4—серозная оболочка.



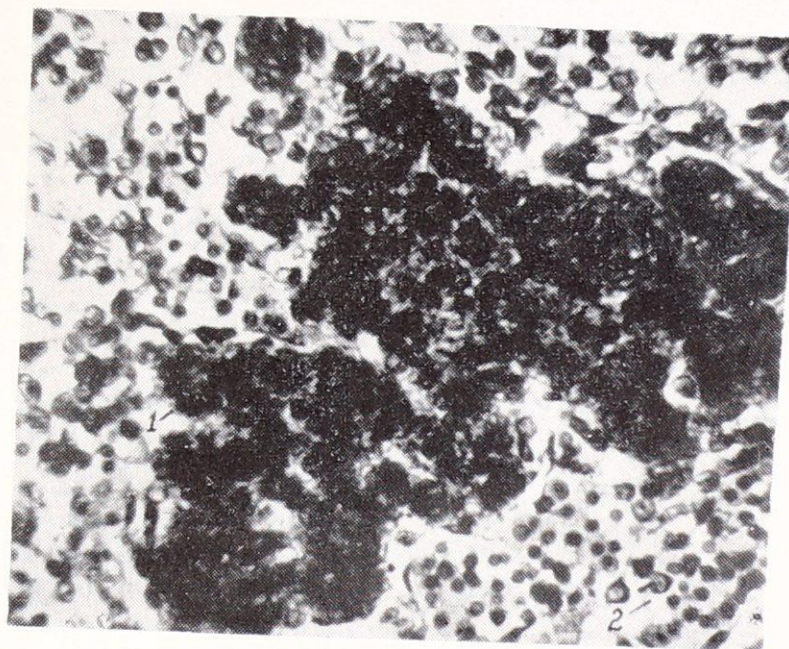
←
Рис. 170. Зародыш 20 мм дли-
ны. Срез развивающейся пече-
ни. Гематоксилин и эозин. 1—
капсула, 2—желчный каналец
в печеночной балке, 3— кро-
ветворные очаги.



→
Рис. 171. Зародыш 20 мм дли-
ны. Тяжи первичных половых
клеток в гонаде. Ув. 10×40.
Гематоксилин и эозин.



←
Рис. 172. Зародыш 23 мм дли-
ны. Эпителиальная почка мо-
лочной железы. Ув. 10×40.
Гематоксилин и эозин.



→
Рис. 173. Зародыш 20 мм дли-
ны. Щитовидная железа. Ув.
10×40. Гематоксилин и эозин.
1—образующиеся эпителиаль-
ные тяжи, 2—кровеносные
сосуды.

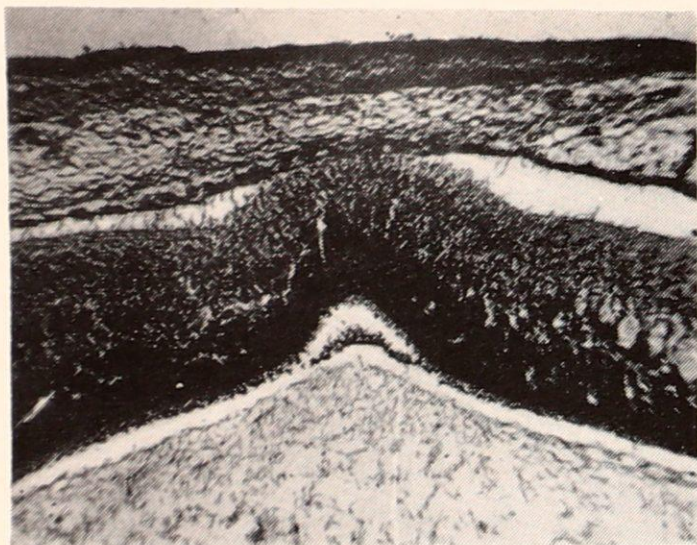


Рис. 174. Зародыш 23 мм длины. Начало развития эпифиза в стенке промежуточного мозга. Ув. 7×8 . Гематоксилин и эозин.

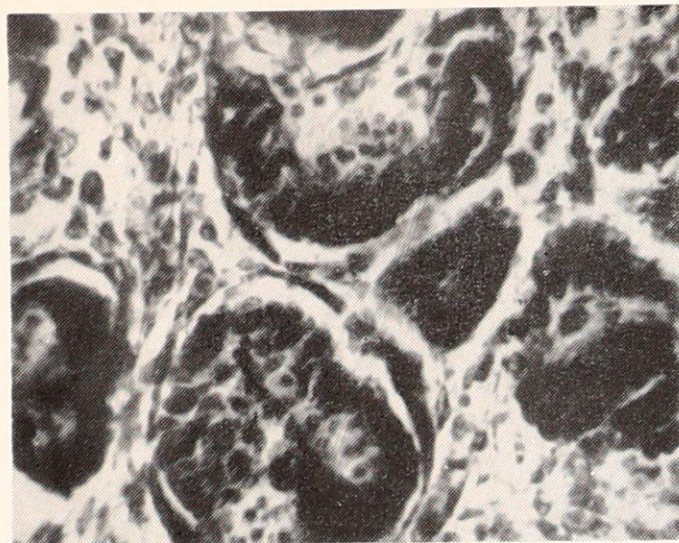


Рис. 175. Зародыш 23 мм длины. Развивающиеся Мальпигиевы тельца в окончательной почке. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

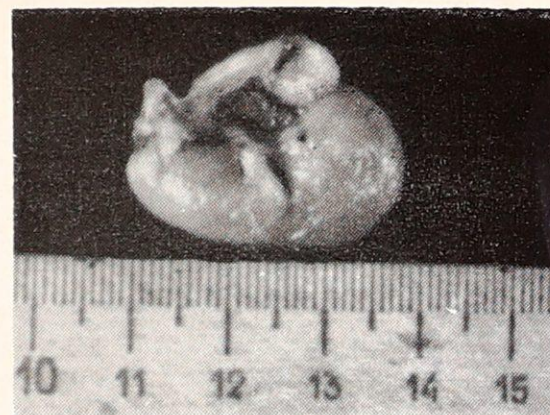


Рис. 176. Общий вид зародыша 27 мм длины в амнионе после извлечения из плодного пузыря.

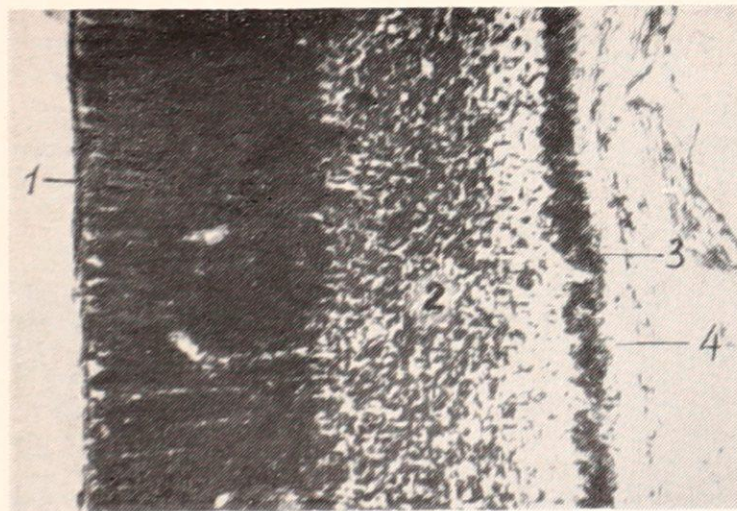


Рис. 177. Зародыш 27 мм длины. Стенка мозговых полушарий. Ув. 10×20 . Гематоксилин и эозин. 1 — матрикс, 2 — плащевой слой, 3 — закладка коры, 4 — краевая зона.

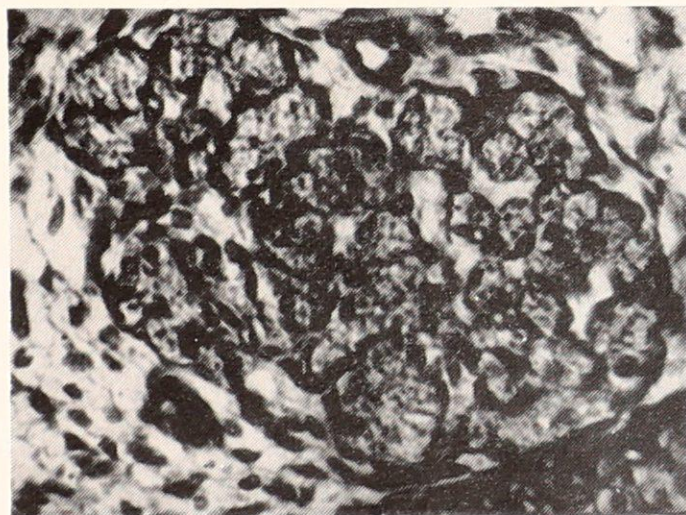


Рис. 178. Зародыш 27 мм длины. Спинномозговой корешок. Ув. 10×40 . Гематоксилин и эозин.

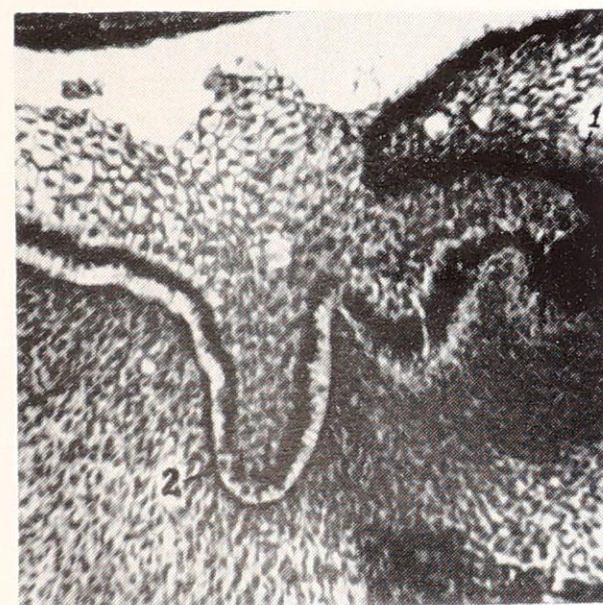
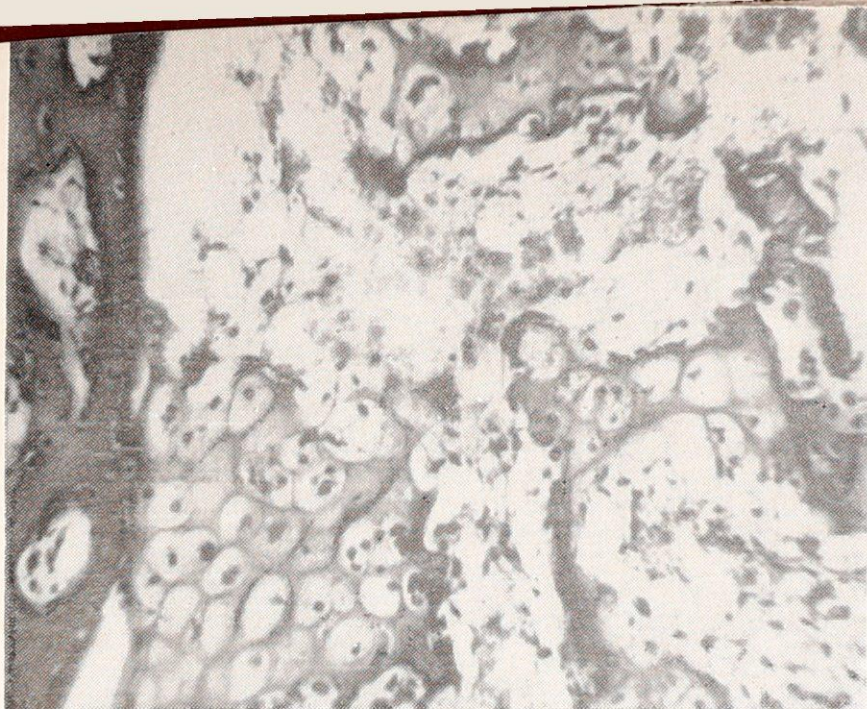


Рис. 179. Зародыш 27 мм длины. Срез нижней челюсти. Ув. 10×20 . Гематоксилин и эозин. 1 — зубная пластинка, 2 — альвеолярная пластинка.



←

Рис. 180. Эмбрион человека 11 недель. Бедренная кость. 1. Osteoblastic bone marrow. 2. Degenerating cartilage. Hematoxylin-eosin. Uv. 10×8 .

→

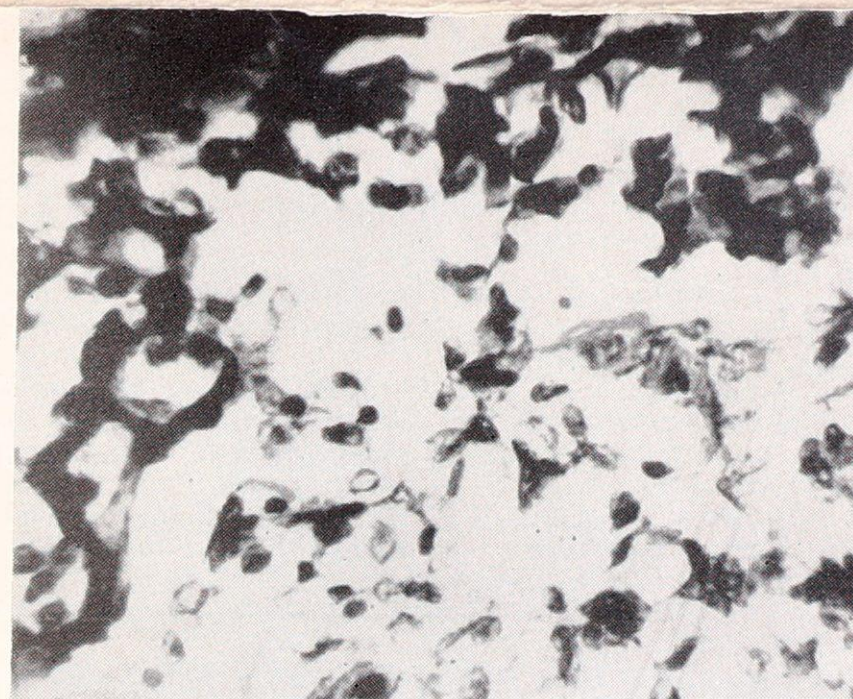


Рис. 181. Эмбрион человека 11 недель. Плечевая кость. Osteoblastic bone marrow. Hematoxylin-eosin. Uv. 10×40 .

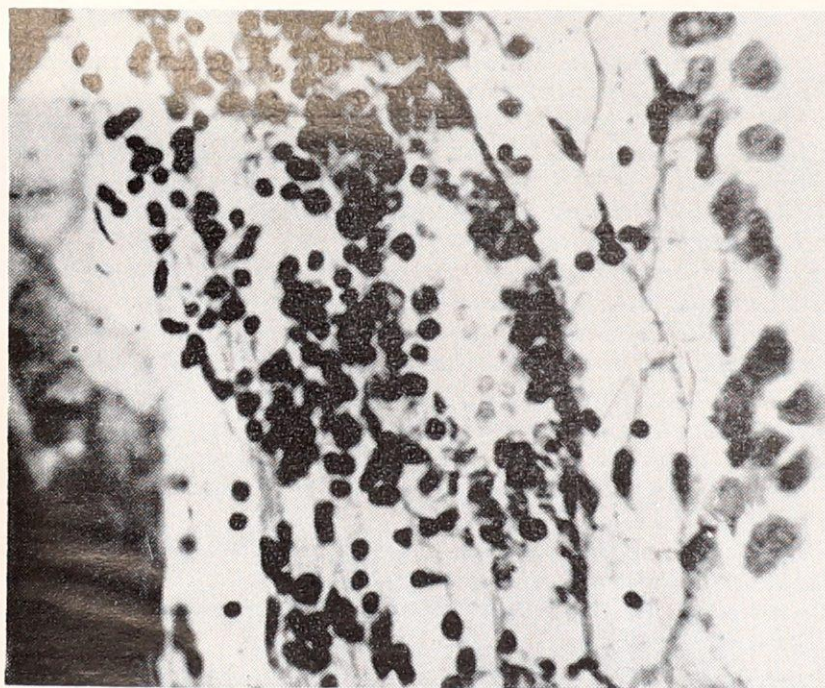
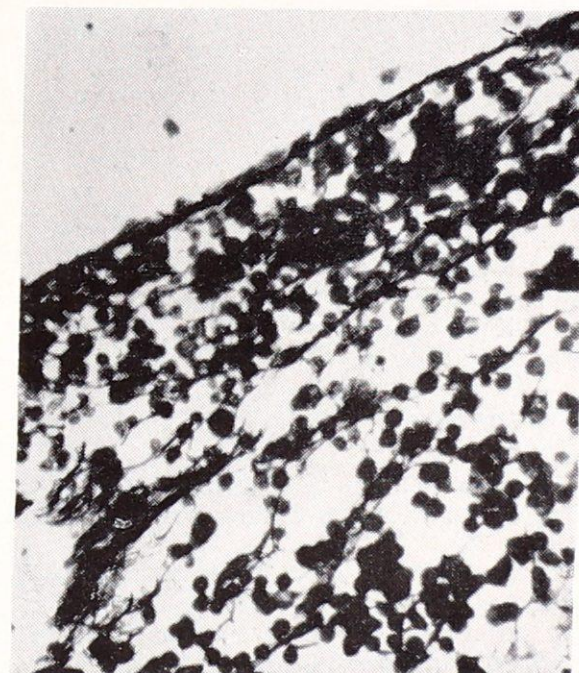


Рис. 182. Эмбрион человека 12 недель. Плечевая кость. Bone marrow. Foci of hematopoiesis. Hematoxylin-eosin. Uv. 10×40 .

Рис. 183. Эмбрион человека 14 недель. Плечевая кость. Bone marrow. Reticular fibers. Impregnation by Ljagess-Yalovom. Uv. 10×40 .



Костномозговое кроветворение начинается у зародыша человека в возрасте 11 недель в трубчатых костях. Первоначально развивается остеобластический костный мозг (рис. 180 и 181), в котором в дальнейшем (12 недель) появляются по ходу венозных синусов очаги кроветворения (рис. 182). В это время в кроветворной ткани развиваются ретикулиновые волокна (рис. 183). (Исследования З. И. Бродовской).

ЛИТЕРАТУРА

Бродовская З. И. Онтогенез костного мозга как органа кроветворения у низших позвоночных, рептилий и птиц. Тр. Крым. мединститута, т. 30, 1961.

Брусиловский А. И. Материалы по функциональной морфологии плодной части плаценты человека (морфологическое, гистохимическое и биометрическое исследование). Докт. диссертация, Симферополь, 1969.

Буйко А. Н. и Скаткин П. Н. Морфологические особенности яйцеклеток лошади. Тр. ВНИИК, XXIII, 1960.

Герке П. Я. Эмбриология человека. Рига, 1955, 1957.

Дорфман В. А. Физико-химические основы оплодотворения. М., 1963.

Елисеев В. Г., Афанасьев Ю. И., Котовский Е. Ф. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. М., 1970.

Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.—Л., 1937.

Иванов И. Ф., Ковальский П. А. Цитология, гистология, эмбриология. М., 1969.

Кацнельсон З. С., Рихтер И. Д. Практикум по гистологии. М., 1963.

Квасницкий А. В. Новое в физиологии размножения животных, 1950.

Кнорре А. Г. Краткий очерк эмбриологии человека. Л., 1967.

Красовская О. В. Оплодотворение яйца кролика вне организма. Биологический журнал, т. 4, № 2, 1935.

Красовская О. В. Ранние стадии развития яйца кролика. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. 13, № 2, 377—426, 1934.

Конюхова Л. А. О дроблении зигот свиней на первых стадиях развития. Тез. докл. на совещании эмбриологов в Ленинграде, ЛГУ, 1955.

Магакян Ю. А. Оплодотворение и развитие зародыша свиньи. Тр. Армянского института животноводства и ветеринарии, 11, 89—109, 1957.

Милованов В. К. Искусственное осеменение сельскохозяйственных животных. СХИЗ, 1940.

Милованов В. К. Биология воспроизведения и искусственное осеменение животных. М., 1969.

Паршутин В. Г. Морфология яйцеклеток кобыл. Тр. ВНИИК, в. 18, 1950.

Питкянен И. Г. Новое в оплодотворении и повышении плодовитости свиней. М., 1961.

Питкянен И. Г. Об оплодотворении и первых стадиях развития зародышей овец. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 291—298, 1958.

Питкянен И. Г. Некоторые закономерности овуляции, оплодотворения и первых стадий эмбрионального развития свиней. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 120—131, 1955.

Питкянен И. Г. и Иванков М. Я. К вопросу об оплодотворении и первых стадиях развития зародышей коров. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 78—86, 1956.

Пожидаев Е. А. Оогенез млекопитающих. Л., 1967.

Пэттен Б. М. Эмбриология человека. Пер. 1959.

Светлов П. П. и Корсакова Г. Ф. Процесс имплантации бластоцисты у крыс. Докл. АН СССР, т. 103, 503—506.

Свечин К. Б. Индивидуальное развитие сельскохозяйственных животных. 1961.

Соколовская И. И. Проблемы оплодотворения сельскохозяйственных животных. М., «Советская наука». 1957.

Техвер Ю. Т. Морфологические исследования овариальных фолликулов домашних млекопитающих. Уч. записки Тартусского гос. университета, № 3, 1946.

Техвер Ю. Т. Гистология мочеполовых органов и молочной железы домашних животных. Тарту, 1968.

Хватов Б. П. Оплодотворение и ранние стадии развития зародышей сельскохозяйственных животных. Крымиздат, 1954.

Хватов Б. П. Строение и физиологические изменения половой системы самок домашних животных. Крымиздат, 1955.

Хватов Б. П. и Шаповалов Ю. Н. Ранний эмбриогенез человека и млекопитающих. Симферополь, 1969.

Хватов Б. П., Петров Г. Н. и Королев В. А. Оплодотворение и ранние стадии развития млекопитающих и человека. Тр. Крым. мединститута, т. XXX, 1961.

Шаповалов Ю. Н. Материалы по эмбриологии человека первых двух месяцев развития. Тр. Крым. мединститута, т. XXX, 1961.

Шаповалов Ю. Н. Развитие зародыша человека в течение первых двух месяцев. Докт. дисс. Симферополь, 1963.

Шмидт Г. А. Эмбриология животных, ч. I и II. М., 1951—1953.

Шмидт Г. А. Наблюдения над внутриутробным развитием крупного рогатого скота. Тр. ИМЖ АН СССР, в. 12, 1954.

Шмидт Г. А. Фазы бластоцисты и трофобластического пузырька у каракульской овцы. Докл. АН СССР, т. 147, № 4, 989—991, 1962.

Assheton R. The development of the pig during the first ten days. Q. J. Micr. Sol. vol. 41. 1899.

Austin C. R. The Mammalian Egg. Oxford, 1961.

Austin C. and Bishop M. Fertilization in Mammals. Biol. Reviews. v. 32, N 3, 1956.

Austin C. R. Fertilization Early cleavage and Associated Phenomena in the Field vole (*Microtus Agrestis*), 1957.

Baker R. D., Dzink P. I., Norton H. W. Polar Body and Pronucleus Formation in the Pig Egg. J. Exp. Zool., 1967, 164, 491.

Bielanska-Osuchowska Z. Preylad Zoollogichy IX, 2, 1965.

Geeter L. Etudes sur la structure de l'oeuf vierge et les premiers stades du developpment chez le cobaye et lapin. Ar. de Biol., 1954, 65, 363—436.

Dalcq A. M. Studies of Fertility, v. VII, 1955.

Dickmann Z., Clewe T., Bonney W., Noyes R. The Human Egg in the Pronuclear Stage. An. Rec. v. 152, 3, 1965.

Gregory P. W. The early embryology of the Rabbit Contr. to Embryology, 1930, 125, p. 142—168.

Шумкина О. Б. Периодизация ранних стадий развития каракульской овцы. Тр. ИМЖ АН СССР, в. 22, 157—162, 1957.

Шумкина О. Б. Зародышевый период каракульской овцы. Тр. ИМЖ АН СССР, М., 1960.

Hertig A., Rock J., Adams C. A description of 34 Human ova within the First 17 days of development. J. Anat., 1956, 98, N 3.

Hammond J. Reproduction in the rabbit. London, 1925.

Jarosz S. Acta Biologica Cracoviensia, v. II, 1959.

Khvatov B. P., Shapovalov Ju. N. Folia histochemica et cytochem., v. 1, N 3. 1963.

Mazanec K. Blastogenese des Menschen. Jena, 1959.

Nayes R., Cluve T., Bonney W., Burrus S., de Feo V., Morgenstern L. Search for ova in the human uterus and tubes. Am. J. of Obstetric and Gynecology, v. 96, N 3, 1966.

Patten B. M. Embriology of the pig. Philod., 1948.

Seidel F. Die Entwicklungsfähigkeiten isolierten Furchungszellen aus dem Ei des Kannedchens. Roux Arch. f. Entwicklungsmech., 152, 1960.

Shettles B. Human Fertilization. Obst. and Gynecol., 20, N 6, 1962.

Stoß A. Zur Blastogenese des Pferdes. Ztschr. f. mikr. Anat. Forsch. Bd. 47, 1940.

Zamboni L., Bell J., Baca M., Mischel D. Nature, 5043, 1966.

СОДЕРЖАНИЕ

От авторов 3

Часть I

СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ ОРГАНОВ. ОВУЛЯЦИЯ	
ДИНАМИКА ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК.	
ОБЩИЕ ДАННЫЕ ОБ ОПЛОДОТВОРЕНИИ	5
Строение мужских и женских половых органов	6
Строение мужской половой системы	6
Строение женской половой системы	8
Продвижение сперматозоидов и яйцеклеток	
в половых путях	14
Созревание половых клеток — гамет	16
Оплодотворение	17

Часть II

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ	21
Ранние стадии развития лабораторных грызунов	23
Кролик	23
Морская свинка	37
Мышь, крыса, хомяк	39
Собака и кошка	42
Домашние копытные	47
Свинья	47
Овца	55
Корова	58
Лошадь	69
Ранние стадии развития обезьяны	70

Часть III

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАННИЕ СТАДИИ	
РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА	73
Литература	106

10

1 руб. 50 коп.

4
1816 i

741905